Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN
FAKULTÄT DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Rudolf WEBER
aus Basel

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1949

Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN
FAKULTÄT DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Rudolf WEBER

aus Basel

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1949

Genehmigt von der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr A. Portmann und Dr R. Geigy.

Basel, den 31. Mai 1949.

Prof. Dr M. Geiger-Huber
Dekan

Titelblattgenehmigung am 13. Februar 1950.

Prof. Dr R. Wizinger
derz. Dekan

CURRICULUM VITAE

Am 27. September 1922 wurde ich, Rudolf Weber von Basel, als Sohn des Rudolf Heinrich Weber † (Kaufmann) und seiner Gattin Mathilde geb. Tinner in Basel geboren.

Nach 4 Primarschuljahren in Birsfelden trat ich 1933 in das Realgymnasium in Basel ein, wo ich im Jahre 1941 die Maturitätsprüfung bestand. Anschliessend liess ich mich an der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel immatrikulieren. Ich besuchte die Vorlesungen und Kurse der HH. Professoren und Dozenten: E. Baldinger, P. Buchner, H. Erlenmeyer, M. Geiger-Huber, R. Geigy, A. Hagenbach, E. Handschin, H. Hediger, P. Huber, M. Lüscher, H. Mislin, H. Nüesch, A. Portmann, P. Ruggli, O. Schüepp, G. Senn, W. Vischer.

Im Frühjahr 1946 absolvierte ich das wissenschaftliche Mittellehrerexamen in den Fächern Zoologie/Botanik, Physik und Chemie. Dann betätigte ich mich während des Sommersemesters 1946 als Hilfslehrer für Zoologie und Botanik an der Kantonsschule in Aarau. Nachdem ich die Stelle des II. Assistenten an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel angetreten hatte (Mai 1947), hörte für mich der praktische Schuldienst auf.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann in den Jahren 1946-49.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 16
Tome 57, nº 3. — Février 1950

Zoologische Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr A. Portmann

Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten

von

Rudolf WEBER

aus Basel

Mit 39 Textabbildungen und 4 Tabellen.

INHALT

Seite

1. Einleitung 21
2. Literatur über embryonale Verschlussmechanismen der *Amniota* 22
3. Die Wertung embryonaler Merkmale 24
4. Material und Technik 26

I. Der Embryonale Nasenverschluss bei Vögeln.

A. *Die Morphogenese der äusseren Teile des Riechorganes beim Staren (Sturnus vulgaris* L.*) und der Wachtel (Coturnix coturnix* L.*)* 28

1. Star 29
2. Wachtel 32
3. Makroskopische Beobachtungen an weiteren Arten und Folgerungen 34

B. *Die histologische Untersuchung des Nasenverschlusses* . . 35

1. Star 35
2. Wachtel 45
3. Vergleich des Histogeneseverlaufs bei Star und Wachtel 52

C. *Das zeitliche Verhalten der Verschlussbildungen* 54

1. Der Zusammenhang zwischen Verschlussdauer und Länge der Brutzeit 54
2. Der Versuch einer vergleichbaren, quantitativen Erfassung des Abbauvorganges 56

D. *Die Natur des Abbauvorganges* 59

1. Regionalspezifische Epidermisbildungen 59
2. Die Frage des Periderms bei Vögeln 60
3. Die Natur des Abbauvorganges 62
4. Die Bedeutung des acellulären Initialzustandes des Füllgewebes 69

II. Die „Amniotischen Verschlüsse" in der Ontogenese Ranghoher Vögel.

1. Entstehung und Struktur der „amniotischen Verschlüsse" 71
2. Vergleich der transitorischen Verschlusseinrichtungen bei Vögeln 75

III. Epidermale Verschlüsse in der Embryonalperiode von Reptilien und Säugetieren.

A. *Der embryonale Nasenverschluss bei der Ringelnatter (Natrix natrix* L.*)* 77

1. Die Morphogenese der äusseren Nasenöffnungen . . . 77
2. Die Histogenese des Füllgewebes 79
3. Charakteristik des embryonalen Nasenverschlusses für die Reptilienstufe 83

B. *Embryonale Verschlussbildungen beim Hausschwein (Sus scrofa domesticus* L.*)* 84

1. Der embryonale Nasenverschluss 84
2. Der Lidverschluss 90
3. Die Ordnung der epidermalen Verschlüsse an den Fernsinnesorganen der Säugetiere 93

IV. Diskussion der Ergebnisse

1. Die „morphologische Wertigkeit" der Verschlüsse und die Entwicklung des Integuments 93
2. Die funktionelle Bedeutung von epidermalen Verschlüssen 99

V. Zusammenfassung 102

VI. Verzeichnis der Abkürzungen 105

VII. Literatur 106

1. Einleitung.

In mehreren Arbeiten über die Ontogenese der Vögel, wobei auch die Erscheinungen bei Reptilien und Säugern berücksichtigt werden, weist Portmann (1935, 1938 *a*/*b*, 1942) auf das Vorkommen verschiedener Ontogenesetypen hin, die sich in gesetzmässiger Weise bestimmten Gruppen zuordnen lassen. Die Interpretation der Tatsachen erfolgt einerseits in evolutiver Richtung, indem die Formen der Ontogenese als mögliche Evolutionsschritte dargestellt werden (Portmann 1938 *a*/*b*), andererseits bleibt die Deutung im Bereiche der vergleichenden Morphologie, sodass die Ontogenesetypen als Korrelationen zur „Ranghöhe" der Adultform erscheinen.

Neben den Entwicklungsweisen geht auch deren Ergebnis, die Jugendgestalt, in die Betrachtung ein. Für die Klassifizierung von Jugendzuständen verwendet Portmann (1938 *a*/*b*, 1939, 1942) unter anderen die epidermalen Verschlüsse der Augenlider und des Aussenohrs als Kriterien verschiedener Wertigkeit, um die Nesthockerformen der Vögel von denjenigen der Säuger zu sondern. Damit erlangen die erwähnten Verschlüsse eine besondere Bedeutung, die über ihre mögliche Rolle als Anpassungen an bestimmte ökologische Verhältnisse hinausgeht.

Wir folgen dem Gedanken, Beziehungen zwischen dem Ontogenesemodus und der zugeordneten Reifeform zu ermitteln und versuchen, in der Erfassung der „morphologischen Wertigkeit" embryonaler Merkmale zur Klärung dieser Fragen beizutragen.

In der vorliegenden Arbeit befassen wir uns mit den Erscheinungen des embryonalen Nasenverschlusses bei Vögeln anhand eines Vergleichs von Arten, die in ihrer systematischen Stellung auffällig voneinander abweichen. In diesem Zusammenhang drängt es sich auf, die entsprechenden Verschlüsse bei Reptilien und Säugetieren als Vertreter der niedrigeren und höhern Organisationsstufe innerhalb der *Amniota* zu berücksichtigen. Endlich werden wir die Erscheinungen der „amniotischen Verschlüsse" prüfen, wie sie bei vielen Vögeln und Säugetieren vorkommen.

So ergibt sich eine Klassifikation von äusserlich ähnlichen Erscheinungen. Der Vergleich wird zeigen, in welchem Masse wir solche embryonale Verschlussbildungen als Ontogenesekriterien verwenden dürfen.

Die Frage nach der „morphologischen Wertigkeit" der erwähnten Verschlüsse lässt sich nur aus ihrer Entstehungsgeschichte entscheiden. Es ist dabei notwendig, generelle Probleme der Integumententwicklung zu diskutieren, im besonderen die Erscheinungen des Periderms und der Verhornung sowie die Bedeutung primär vorkommender Symplasmen.

Die Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann entstanden. Ich schulde meinem verehrten Lehrer grossen Dank für

die vielen Anregungen und das Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegengebracht hat.

2. Literatur über Embryonale Verschlussmechanismen der *Amniota*.

Peter (1906) bezeichnet die Verklebung epithelialer Gänge als eine bei Embryonen der *Amniota* verbreitete Erscheinung. Umso erstaunlicher ist es, dass solche Bildungen, abgesehen vom auffälligen Lidverschluss der Säugerembryonen, bisher kaum untersucht worden sind. Eine Fülle mehr zufälliger Beobachtungen liegt vor; sie beziehen sich aber zur Hauptsache nur auf die makroskopischen Verhältnisse. Wir fassen die wichtigsten Angaben nach Sinnesorganen geordnet zusammen:

a. *Der embryonale Nasenverschluss.*

Bei Reptilien sollen die Nasenöffnungen bis kurz vor der Geburt mit epidermalem Füllgewebe verstopft sein (Born 1883 Ringelnatter, Peter 1906 Zauneidechse).

An Vögeln werden die gleichen Erscheinungen erwähnt (Born 1879, Keibel und Abraham 1900 Huhn, Abraham 1901 Wellensittich, Grosser und Tandler 1909 Kiebitz). Die epidermale Natur des Verschlusses beschreibt Cohn (1903) für Hühnerembryonen, während die Untersuchungen von Lewin (1903) am Felsenpinguin und diejenigen von Branca (1907) am Huhn den peridermalen Charakter des Füllgewebes nahelegen.

Keibel (1906) beschreibt auffällige Epithelwucherungen in den Narinen von Bovidenembryonen, was Wachnitz (1939) veranlasste, den Nasenverschluss an Embryonen vom Hausrind zu untersuchen. Dabei weist er die epidermale Beschaffenheit der Verschlusspfröpfe nach und gibt einige Hinweise auf den histologischen Aspekt der Füllgewebereduktion.

Aus diesen Angaben müssen wir ableiten, dass der Nasenverschluss offenbar eine generelle Erscheinung in der Embryonalperiode der *Amniota* darstellt. Dies bezieht sich zunächst nur auf die makroskopischen Verhältnisse; die histologischen Vorgänge bedürfen noch einer genauen Abklärung. Für Reptilien und Vögel gibt es keine konsequente Darstellung der makroskopischen und histologischen Vorgänge. Die Untersuchungen von Wachnitz (1939) enthalten wohl eine klare Beschreibung der Genese des Nasenverschlusses, in Bezug auf die Histogenese aber fehlen für uns wichtige Einzelheiten.

b. *Der Verschluss von Auge und Ohr.*

Diese Verschlusseinrichtungen, die einzig bei Vögeln und Säugetieren vorkommen, sind zum Teil in ihren makroskopischen

und histologischen Erscheinungen dargestellt worden. So erfolgt der Lidverschluss beim Haussperling als einfache Verklebung der Lidränder (Slonaker 1921), eine Erscheinung, die bei den Passeres die Regel ist und die in der Verklebung der Wände des äusseren Gehörganges eine Entsprechung findet (Portmann 1938 *a*).

Übereinstimmend wird bei Säugetieren der Augenverschluss als eine epidermale Verwachsung der Lidränder beschrieben (Ask 1908, Mensch, Katze, Virchow 1910 Mensch, Addison & How 1921 Ratte, Guieysse-Pellissier 1937 Maus). Der Lösungsvorgang ist abhängig vom Reifezustand der Epidermis (Addison & How 1921) und fällt zeitlich mit der Funktionsbereitschaft der inneren Teile des Auges zusammen. Die Lösung der Lidränder beruht im allgemeinen auf einem von aussen nach innen, durch die zentrale Zone der Lidnaht fortschreitenden Verhornungsprozess. Ask (1908) betont die besondere Art des Reduktionsvorganges, der sich grundsätzlich vom Zerfall von Epidermiszellen unterscheidet; er erwähnt die Kontinuität in der Verhornung der Verwachsungszone und der äusseren Lidhaut.

Eine weit grössere Mannigfaltigkeit manifestiert sich in den Erscheinungen des Ohrverschlusses. Nach Urbantschitsch (1878) folgt der epidermalen Verwachsung des äusseren Gehörganges eine solche der basalen Teile der Ohrmuschel (Kaninchen, Schwein) oder diese bleibt nach vorne umgeschlagen, sodass ihre Innenfläche mit der Mündung des äusseren Gehörganges verwächst (Maus, Katze). Die Arbeit von Roland (1934) gibt für die weisse Maus eine histologische Darstellung des Ohrverschlusses. Daraus geht hervor, dass die Ablösung der Ohrmuschel und die Entstehung des Lumens im äusseren Gehörgang durch einen Verhornungsprozess bewirkt werden. Ausserdem findet sich der Hinweis, dass die Entstehung und die Lösung von Augen- und Ohrverschluss zeitlich wie auch in den histologischen Erscheinungen weitgehend übereinstimmen.

Die Übersicht ergibt zunächst einen klaren Unterschied in der Struktur der erwähnten Verschlüsse bei Vögeln und Säugetieren, worauf Portmann (1938 *a*/*b*, 1942) mehrfach hingewiesen hat. Augen- und Ohrverschluss entstehen immer embryonal, während der Lösungsvorgang im Falle der Nesthockerformen erst mehr oder weniger lange Zeit nach der Geburt einsetzt. Die Deutung der in die postembryonale Phase übernommenen Verschlüsse als Schutzeinrichtungen („amniotische Verschlüsse") für nicht ausdifferenzierte Sinnesorgane ist unumstritten.

Bei allen diesen Arbeiten handelt es sich um Einzeldarstellungen, ohne dass die verschiedenen Möglichkeiten der Verschlussbildungen miteinander verglichen werden. Sie geben uns wertvolle Einzelheiten, sodass wir nur anhand einiger Stichproben die histologische Situation von Augen- und Ohrverschluss prüfen müssen.

3. Die Wertung Embryonaler Merkmale.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, in den Ontogenesen und einzelnen Stadien von solchen mehr zu sehen als bestimmte Möglichkeiten von Entwicklungsabläufen oder Formzuständen. Ontogenetische Merkmale lassen sich, je nach dem Standpunkt, in verschiedener Weise darstellen:

a. *Die evolutive Wertung embryonaler Merkmale.*

Die Ergebnisse vergleichend-embryologischer Untersuchungen wurden vielfach für die Ableitung phylogenetischer Gesetzmässigkeiten herangezogen. So unternimmt Sewertzoff (1931) auf Grund eines reichen Tatsachenmaterials den Versuch, Beziehungen zwischen der Ontogenese und Phylogenese bei Wirbeltieren aufzuzeigen. In seiner Theorie der Phylembryogenese wird der Individualentwicklung eine zentrale Bedeutung beigemessen, da diese nach Sewertzoff zeigt, wie und wann sich die phylogenetischen Veränderungen von Organen in der Ontogenese vollziehen. Als eine Voraussetzung für derartige Veränderungen werden embryonale Variationen in der Organogenese angeführt. So ergibt die Summierung von regulierbaren embryonalen Variationen sog. provisorische Merkmale oder Organe, die nur auf frühen Stadien der Entwicklung auftreten und daher an der Adultform nicht mehr in Erscheinung treten. Die Summierung der nicht regulierbaren Embryonalvariationen kann zu einer Abänderung der ersten Organanlagen führen, sodass sprungartig neue, bei den Vorfahren fehlende Merkmale oder Orimente von Organen auftreten.

Neben formalen Variationen werden auch zeitliche Verschiebungen in der Organogenese in evolutivem Sinne interpretiert. Solche Heterochronien (Mehnert 1897) äussern sich in einer beschleunigten oder verzögerten Anlage von Organen, wobei deren Struktur und Funktion weitgehend erhalten bleibt. Der erste Modus deutet auf eine progressive Evolution hin, während der zweite als ein Zeichen regressiver Evolution aufzufassen wäre.

Schliesslich muss noch der Begriff der „umwegigen Entwicklung“ (Nauck 1934) erwähnt werden, da Wachnitz (1939) in seinen Folgerungen hier anschliesst. Unter „umwegiger Entwicklung“ als ein in der Ontogenese erkennbares Prinzip versteht Nauck das Einschieben eines unähnlichen Zwischenstadiums zwischen einen Anfangs- und einen Endzustand, die formal weitgehend übereinstimmen. Solche Umwege in der Formbildung beruhen meist auf einer Anpassung an veränderte Entwicklungsbedingungen.

Die Bedeutung ontogenetischer Merkmale für das Evolutionsgeschehen kann nur nach sorgfältiger Auswahl der Kriterien und anhand

eines grossen Vergleichsmaterials einigermassen befriedigend erfasst werden. Die in der Literatur bestehenden Kontroversen deuten darauf hin, wie sehr subjektive Momente die Formulierung evolutiver Gesetzmässigkeiten bestimmen. Ontogenetische Merkmale können in evolutivem Sinne gedeutet werden. Die Voraussetzung aber bildet eine exakte Analyse, welche die morphologischen Beziehungen zwischen den betreffenden Merkmalen aufdeckt.

Wir sehen von der evolutiven Fragestellung ab und versuchen, eine möglichst objektive Ordnung der zu untersuchenden Verschlussbildungen auf vergleichend-morphologischer Basis, wobei wir uns von den nachstehenden Überlegungen leiten lassen.

b. *Der vergleichend-morphologische Standpunkt.*

Die embryonalen Merkmale lassen sich auf objektive Weise ordnen, sofern wir eine adäquate und sicher bestimmbare Bezugsgrösse finden können. In unserm Falle, wo wir die „morphologische Wertigkeit" von Strukturen ermitteln, ist es zweckmässig, von ihrer Entstehung auszugehen. Je nach dem Grade der „formalen Entfernung" vom Anlagezustand lassen sich die Strukturen als eine Reihe mit graduell zunehmender Komplikation darstellen.

Indessen stellt die Frage nach der Wertigkeit ein Problem dar, das der Abklärung bedarf. Am einfachsten gestaltet sich die Bestimmung der „morphologischen Wertigkeit" an homologen Strukturen oder Organen, und zwar sehen wir 2 Möglichkeiten des Vorgehens:

1. *Der Vergleich abgeschlossener Formzustände* (statisch).

Diese statische Methode des Formenvergleichs, die schon oben angedeutet wurde, ordnet Strukturen nach steigender Komplikation, indem sie sich der Sukzession der Entwicklungszustände als Vergleichsgrösse bedient. Die „morphologische Wertigkeit" ergibt sich dann aus dem „formalen Abstand" vom einfachen Zustande der Anlage.

2. *Die Wertung von Entwicklungsgängen* (dynamisch).

Hier verfolgen wir die Entstehung der Strukturen in Abhängigkeit von der Zeit. Als Norm dient der einfachste Entwicklungsgang einer Gruppe von homologen Strukturen, wobei zu beachten ist, dass auch abgeleitete Entwicklungsabläufe einfach erscheinen können. Als Abweichungen von der Norm sind Beschleunigungen und Verzögerungen zu erwarten; sie stellen in jedem Falle abgeleitete Zustände dar.

Die „morphologische Wertigkeit" lässt sich demnach einführen für die Ordnung homologer Strukturen und ihre Entstehungsweise. Sie hat den Vorteil einer deskriptiven Wertung, die sich jederzeit verifizieren lässt.

4. Material und Technik.

Die Embryonen von Star, Wachtel und Alpensegler mussten Gelegen im Freien entnommen werden. Die Sammeltätigkeit war jeweilen nur auf die erste Zeit der Brutperiode beschränkt, sodass die Nachgelege von unseren Eingriffen verschont blieben. Ebenfalls achteten wir darauf, bei der Entnahme der Gelege die Altvögel möglichst wenig zu stören. Beim Einbringen von Material wurde ich von befreundeten Ornithologen tatkräftig unterstützt. Ihnen allen bin ich zu Dank verpflichtet.

Das Wellensittichmaterial konnte aus einer Population, die in der Zoologischen Anstalt gehalten wird, entnommen werden. Bei diesen Embryonen liess sich das Alter mit befriedigender Genauigkeit ermitteln.

Wenn wir Entwicklungsabläufe vergleichen wollen, so ist die genaue Kenntnis des Alters der Embryonen eine wichtige Voraussetzung. Daher bemühten wir uns, das im Freien gesammelte Material genau zu datieren. Je nach den äusseren Umständen (Zahl der verfügbaren Gelege, Zugang zu den Nistorten) gingen wir verschieden vor: Vielfach gestatteten regelmässige Kontrollen der Nistorte eine Ermittlung des Zeitpunktes der Eiablage. Solche Gelege wurden in der Zoologischen Anstalt im Brutschrank bei 39° C weiter bebrütet und in bestimmten Zeitintervallen einzelne Stadien fixiert. Wir erhielten dadurch Normalstadien, deren Alter die Dauer der künstlichen Bebrütung angibt. Fixierte Embryonen unbekannten Alters liessen sich anhand der Normalserien zwanglos einordnen. In andern Fällen, besonders bei stark angebrüteten Gelegen, erfolgte die Datierung der früher daraus fixierten Stadien vom Zeitpunkt des Schlüpfens an. Dies lässt sich durchführen, da für alle untersuchten Arten die Brutdauer hinreichend bekannt ist.

Als Genauigkeit der Altersangabe für die untersuchten Embryonen sind die folgenden Grenzen zu beachten:

Wellensittich (*Melopsittacus undulatus* Shaw) . .	± 6 h.
Star (*Sturnus vulgaris* L.)	± 12 h.
Wachtel (*Coturnix coturnix* L.)	± 24 h.
Alpensegler (*Apus melba* L.)	± 24 h.

Die Embryonen der Ringelnatter (*Natrix natrix* L.) entstammen 2 Gelegen, die in beinahe frisch abgelegtem Zustand in die Zoologische Anstalt gebracht wurden. Die Bebrütung erfolgte im Thermostaten bei 30° C und wassergesättigter Atmosphäre. Beide Gelege schlüpften nach genau 30 Tagen. Da diese Brutdauer gegenüber der natürlichen verkürzt ist, charakterisieren wir die Embryonen durch ihre Länge; sie lassen sich dadurch mit normal erbrüteten Stadien vergleichen.

Da es sich als notwendig erwiesen hat, ebenfalls die Säuger in die Untersuchungen einzubeziehen, sammelten wir im Schlachthaus Basel Embryonen vom Hausschwein *(Sus scrofa domesticus* L.*)*. In Bezug auf dieses Material waren wir in hohem Masse vom Zufall abhängig. So war es unmöglich, ganz junge Stadien zu bekommen, da diese beim Schlachten vielfach übersehen werden. Ältere Stadien (über 15 cm Steiss-Scheitellänge) konnten wir in frischem Zustand keine erhalten. Solche wurden uns aus den Sammlungen der Veterinäranatomischen Institute von Zürich und Bern überlassen. Für das Entgegenkommen schulde ich den Herren Prof. Dr. E. Seiferle und Prof. Dr. H. Ziegler grossen Dank.

Zum Fixieren des Materials verwendeten wir das „susa"-Gemisch sowie die Pikrinsäuregemische in den Modifikationen von Bouin und Duboscq. Die grossen Säugerembryonen wurden in 10% Formollösung eingelegt. Die histochemischen Reaktionen (Keratohyalin-Nachweis) wurden an Material vorgenommen, das in absolutem Alkohol fixiert und sofort in Paraffin übergeführt wurde.

Für die Herstellung der Schnittpräparate mussten die Objekte von älteren Stadien der Ringelnatter und der Vögel mit dem ClO_2-HNO_3-Gemisch (Drahn) enthornt werden. Das Material von grösseren Schweineembryonen wurde in alkoholischer Salpetersäure entkalkt. Nach dieser Vorbehandlung wurden diese Objekte, wie alle andern, nach der Methylbenzoat-Celloidin-Methode (Peterfi) in Paraffin übergeführt. Diese Methode hat sich als für unsere Zwecke am tauglichsten erwiesen, da der Aufenthalt der Objekte im absoluten Alkohol auf ein Minimum reduziert werden kann. Bekanntlich wird Epidermismaterial, besonders wenn es schon verhornt ist, durch die zu lange andauernde Einwirkung von hochprozentigem Alkohol unschneidbar hart. Die Schnittdicke schwankt zwischen 6 und 8 μ.

Die Wahl der Färbungen richtete sich nach dem Entwicklungszustand des zu untersuchenden Gewebes. Junge Stadien wurden mittels einfacher Kern-Plasmafärbungen behandelt (verschiedene Haematoxyline, kombiniert mit Benzopurpurin oder Orange G). Für ältere Stadien ergaben die Färbungen nach Mann (Methylblau-Eosin), nach Prenant (Fe-Haematoxylin-Eosin-Lichtgrün) sowie die Heidenhain'sche Azanmethode die besten Ergebnisse. Die Mehrfachfärbungen lieferten an Abbaustadien sehr instruktive Bilder, da die einzelnen Zerfallsprodukte verschiedene Affinitäten zu den einwirkenden Farbstoffen aufweisen.

Der Einfluss der Vorbehandlung macht sich an den Schnitten von enthornten Objekten in einer etwas stärkeren Schrumpfung des Gewebes bemerkbar. In einzelnen Fällen scheint sich auch das Verhalten gegenüber den Farbstoffen leicht verändert zu haben (Zerfallsstadien). Diese Erscheinungen müssen wir in der Darstellung der Histogenese berücksichtigen.

In unseren Untersuchungen sind die histologischen Strukturen von

grundlegender Bedeutung. Ihre Darstellung erfolgte mit Hilfe des Leitz'schen Zeichenokulars, wobei wir auf eine exakte Wiedergabe aller Einzelheiten achteten. Die histologischen Bilder sind alle im gleichen Abbildungsmasstab gehalten, um den direkten Vergleich von Entwicklungszuständen innerhalb einer Art und zwischen verschiedenen Arten zu erleichtern.

I. DER EMBRYONALE NASENVERSCHLUSS BEI VÖGELN

A. Die Morphogenese der Äusseren Teile des Riechorganes beim Staren (*Sturnus vulgaris* L.) und der Wachtel (*Coturnix coturnix* L.).

Wie aus der Literaturübersicht hervorgeht, ist bei Vögeln die Morphogenese des Riechorgans nur am Huhn (*Gallus gallus* L.) eingehender untersucht worden. Dabei beachtete man vorwiegend die Frühstadien (Bildung der Riechplakoden bis zur Abtrennung der äusseren Nasenöffnungen), um diese mit entsprechenden Zuständen, wie sie bei primitiven Wirbeltieren auftreten, vergleichen zu können. Bei diesen Arbeiten handelte es sich also darum, die Homologie in der Entwicklung der Riechorgane hervorzuheben.

In unserer Darstellung liegt das Hauptgewicht auf den Veränderungen, die sich an den äusserlich sichtbaren Teilen des Riechorgans, d. h. im Gebiet der äusseren Nasenöffnungen, im Verlaufe der Embryonalentwicklung vollziehen. Wenn wir bei Vögeln aus verschiedenen systematischen Gruppen die Morphogenese des Riechorgans untersuchen, so lässt es sich entscheiden, ob Abweichungen in der Bildungsweise vorkommen, die wir mit den Ontogenesetypen der untersuchten Formen in Beziehung setzen und eventuelle Korrelationen nachweisen können. Da ferner bei Vögeln im Bau der äusseren Nasenöffnungen eine ausserordentliche Verschiedenheit anzutreffen ist (Stresemann 1927–34), so erscheint es auch vom rein morphologischen Standpunkt aus als lohnend, die Entstehung dieser Bildungen einmal konsequent darzustellen.

Um die Frage nach den möglichen Bildungsweisen des Riechorgans abzuklären, vergleichen wir Star (*Sturnus vulgaris* L.) und Wachtel (*Coturnix coturnix* L.). Diese beiden Arten, aus

systematisch entfernten Gruppen stammend, repräsentieren in ihrer Ontogenese extrem verschiedene Typen, wobei dem Staren eine sekundäre, der Wachtel eine primäre Form der Ontogenese zukommt (Portmann 1938 *a*, 1942). Besteht nun eine Korrelation zwischen der Bildungsweise des Riechorgans und dem Ontogenesemodus der untersuchten Arten, so müssen bei einem solchen Vergleich allfällige Unterschiede in der Morphogenese sehr deutlich hervortreten.

Da die ganz frühen Entwicklungszustände des Riechorgans bei Star und Wachtel, abgesehen von geringfügigen zeitlichen Verschiebungen, welche durch die verschiedene Länge der Brutzeiten bedingt sind, übereinstimmen, so beginnen wir die Darstellung der Morphogenese zu dem Zeitpunkt, in welchem die äusseren Nasenöffnungen angelegt werden.

1. *Star* (Brutzeit 13—14 Tage).

Am 4. e Tag[1] ist die Riechrinne am Dach der primitiven Mundhöhle gegen den Stirnfortsatz (Peter 1906) hin ausgezogen, sodass an diesem auf jeder Seite ein äusserer und ein innerer Nasenfortsatz abgetrennt werden. Unterhalb der Augenblase wächst der Oberkieferfortsatz vor und ist bereits mit dem untersten Teil des äusseren Nasenfortsatzes verschmolzen. Die äusseren Nasenöffnungen sind noch nicht abgegrenzt (Abb. 1 A).

Dadurch, dass sich der stark heranwachsende Oberkieferfortsatz weiter in medialer Richtung vorschiebt, erreicht er den unteren Teil des inneren Nasenfortsatzes. An den Kontaktstellen tritt eine Verschmelzung und intensive Verwachsung der einzelnen Teile ein, wobei die einheitliche Anlage des Oberschnabels entsteht. Gleichzeitig werden die äusseren Nasenöffnungen abgegrenzt, und zwar unterbleibt die totale Verwachsung von innerem und äusserem Nasenfortsatz im obersten Teil ihrer Trennungsfurche. Sie erscheinen am 5. e Tag als leicht gebogene Spalten, deren stark entwickelter dorsaler Rand einen auffallenden Höcker bildet. Die verschlossenen Nasenöffnungen sind nach vorne gerichtet (Abb. 1 B).

Am Dach der primitiven Mundhöhle sind die primären Choanen gebildet worden. Das weitere Wachstum des Oberschnabels bewirkt eine Verlagerung der äusseren Nasenöffnungen nach der Seite hin. Sie befinden sich am Grunde eines Höckers und bilden dreieckige, in der Tiefe verwachsene Spalten (Abb. 1 C).

Die äusseren Nasenöffnungen verändern ihre Form und nehmen an Grösse zu. Der dorsale Höcker umgibt sie in der Gestalt eines Walles,

[1] e Tag = Embryonaltag.

der dorsal beträchtlich verdickt ist. Die Zone der Nasenöffnung ist gegen den Oberschnabel mittels einer Furche abgetrennt. In der Gegend der

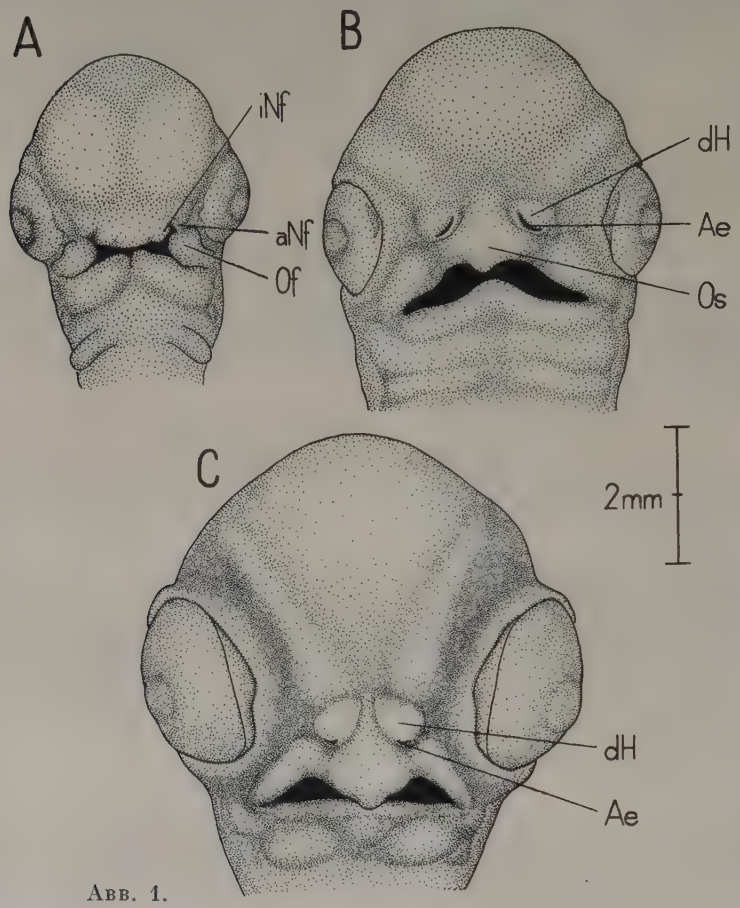


Abb. 1.

Die Entstehung der äusseren Nasenöffnungen beim Staren. Köpfe von Embryonen: A 4., B 5., C 6. eTg.[1]

Schnabelwurzel treten um den 7. e Tag Federanlagen (in den Zeichnungen fehlend) als frühe Höcker auf (Abb. 2 A).

Am 8. e Tag erkennt man einen hellen Gewebepfropf in der äusseren Nasenöffnung (Apertura externa). Er scheint aus gleichem Gewebe wie seine Umgebung zu bestehen. Diese Verschlussbildung wird immer auffälliger und erreicht ca. am 9. e Tag ihre maximale Ausbildung: Aus der elliptischen äusseren Nasenöffnung ragt ein markanter Pfropf von Füllgewebe heraus (Abb. 2 B).

[1] Abkürzungen siehe S. 105.

Die vollkommen verschlossene Nasenöffnung vergrössert sich, und ihre spätere Kontur wird von einer feinen Furche angedeutet. Am 11. eTg erscheint das Verschlussgewebe leicht verändert. Der Pfropf weist in seiner zentralen Partie eine markante Einsenkung auf (Abb. 2 C). Diese Vertiefung deutet auf eine Veränderung im Füllgewebe hin; im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt sie an Ausdehnung zu.

Die regressive Entwicklung des Füllgewebes schreitet fort, sodass

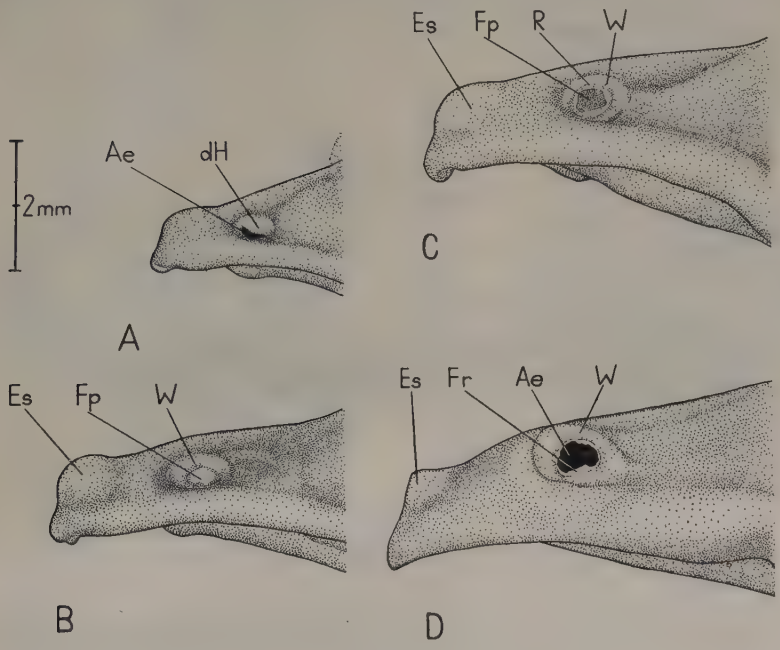


Abb. 2.

Die Bildung der definitiven äusseren Nasenöffnungen beim Staren. Oberschnabel von der Seite: A 7., B 9., C 11. eTg, D Schlüpftag.

am Schlüpftag (13.—14. e Tag) die äusseren Nasenöffnungen wegsam sind. Zuweilen finden sich an ihrem Rand noch Reste von Füllgewebe (Abb. 2 D). Im Innern des Vorhofes ist die Spitze der Vorhofsmuschel sichtbar. Damit haben die äusseren Teile des Geruchsorganes ihre charakteristische Form erhalten. Der Wall, der beträchtlich vom Oberschnabel absteht, ist durch eine tiefe Furche abgegrenzt. Die Federanlagen an der Schnabelwurzel sind unter die Haut versenkt.

Die Morphogenese des Riechorgans beim Staren ist dadurch charakterisiert, dass nach der Bildung der äusseren Nasenöffnungen (5. e Tag) in diesen auffällige Gewebepfröpfe erscheinen, die am 9.

e Tag ihre maximale Ausbildung erreichen und anschliessend einer regressiven Entwicklung unterliegen, sodass sie am Schlüpftag völlig verschwunden sind.

2. *Wachtel* (Brutzeit 18 Tage).

Am 6. e Tag sind die äusseren Nasenöffnungen gebildet. Furchen deuten noch die Verwachsungsstellen zwischen den einzelnen Gesichtsfortsätzen an. Die äusseren Nasenöffnungen befinden sich im obersten

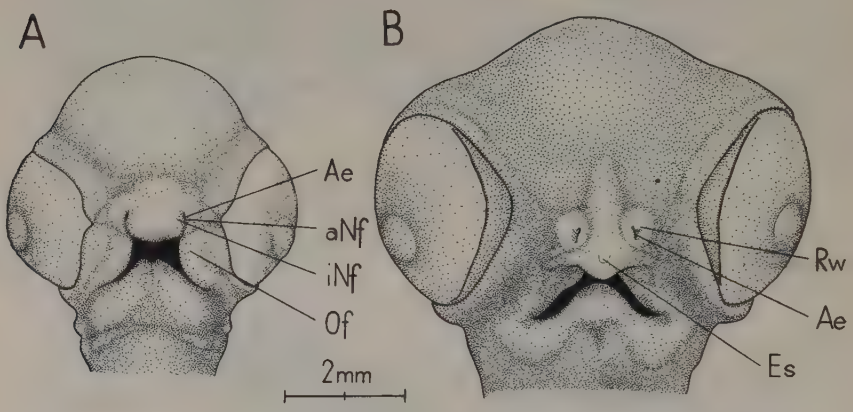


Abb. 3.
Die Entstehung der äusseren Nasenöffnungen bei der Wachtel.
Köpfe von Embryonen: A 6., B 8. eTg.

Teil der Furche, die den äusseren vom inneren Nasenfortsatz trennt. Die primären Choanen liegen seitlich am Dache der primitiven Mundhöhle (Abb. 3 A).

Durch das Vorwachsen des mittleren Teiles des Stirnfortsatzes (Anlage des Oberschnabels) werden die äusseren Nasenöffnungen leicht nach der Seite gerichtet. Sie sind von einem starken Wulst umgeben, und haben die Gestalt von dreieckigen Furchen. In der Tiefe endigen sie blind, was auf eine Verwachsung der Ränder hindeutet (Abb. 3 B).

Die weitere Entwicklung äussert sich in der fortschreitenden Verlagerung der Nasenöffnungen, die inzwischen die Form von schmalen Spalten angenommen haben. Diese sind nach der Seite gerichtet und verlaufen parallel zur dorsalen Kante des Oberschnabels (Abb. 4 A).

Aus dem Wulst, der die äussere Nasenöffnung überlagert, entsteht das für die Hühnervögel charakteristische Schildchen (Operculum). Es steht seitlich vom Oberschnabel ab und überdeckt mit der Zeit die eigentliche Apertura externa, sodass äusserlich nur noch eine feine Spalte zu sehen ist. Am ventralen Rand derselben erhebt sich ein flacher

Höcker, der am 11. e Tag mit Federanlagen (frühes Höckerstadium) besetzt ist (Abb. 4 B).

Vom Operculum sondert sich dorsal eine zur Schnabelwurzel hinführende Leiste ab. Am untern Rand des Schildchens ist schon braunes Pigment eingelagert. Die heranwachsenden Federanlagen des ventralen

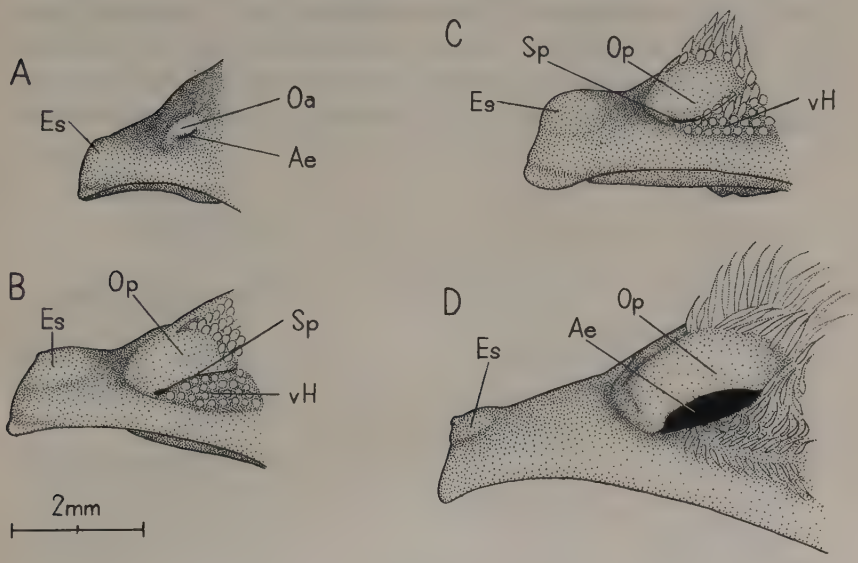


Abb. 4.

Die Bildung der definitiven äusseren Nasenöffnungen bei der Wachtel. Oberschnabel von der Seite: A 10., B 13., C 16. eTg, D Schlüpftag.

Höckers verdecken die Spalte fast vollständig. Der Rand des Operculums verwächst nie mit dem ventralen Höcker (Abb. 4 C).

Später wölbt sich das Operculum ziemlich stark, während der ventrale Höcker immer mehr abflacht. Dadurch wird die enge Spalte bedeutend erweitert und der Blick in die eigentliche Apertura externa frei. Von ihrem untern Rand jedoch steigt eine Lamelle nach oben, sodass man nicht direkt in den Vorhof sehen kann. Dieser erweist sich bei genauer Beobachtung als wegsam (Abb. 4 D).

In der Embryonalperiode der Wachtel lässt sich eine Verwachsung im Gebiet der äusseren Nasenöffnungen am 6./7. e Tag äusserlich feststellen. Das weitere Verhalten der Verschlusseinrichtung kann nicht erfasst werden, da sich diese Prozesse in der Tiefe, durch das Operculum verdeckt, abspielen. Immerhin lassen sich äusserlich keine Epithelpfröpfe nachweisen. Eine endgültige

Abklärung der Erscheinungen ist nur auf histologischem Wege möglich.

3. *Makroskopische Beobachtungen an weiteren Arten und Folgerungen.*

Um die embryonalen Nasenverschlüsse bei Vögeln in ihrem Ausmass und Verhalten einigermassen übersehen zu können, wurden Embryonalstadien von Arten der verschiedensten systematischen Gruppen makroskopisch untersucht (Binocularbeobachtung), und zwar:

Embryonen:	*Ordnung:*		*Art des Nasenverschlusses:*
Rebhuhn	Galli		wie Wachtel
Haushuhn	,,		,, ,,
Lachmöve	Laro-Limicolae		verlegt, ohne Pfropf
Flusseeschwalbe	,,		,, ,, ,,
Haustaube	Columbae		,, ,, ,,
Turmfalke	Accipitres		,, Pfröpfchen
Schleiereule	Striges		,, ,,
Eisvogel	Halcyones		,, ohne Pfropf
Mauersegler	Macrochires		,, ,, ,,
Alpensegler	,,		,, ,, ,,
Rauchschwalbe	Hirundinidae		,, ,, ,,
Singdrossel	Turdidae		,, ,, ,,
Amsel	,,		,, ,, ,,
Kohlmeise	Paridae	Passeres	,, ,, ,,
Rabenkrähe	Corvidae		,, ,, ,,
Elster	,,		,, ,, ,,
Eichelhäher	,,		,, ,, ,,
Wellensittich	Psittaci		,, mit ,,

Aus diesen Beobachtungen dürfen wir wohl ableiten, dass bei Vögeln die äusseren Nasenöffnungen embryonal verschlossen werden (*Sula*-Arten?), wobei die Verschlussbildungen äusserlich in ganz verschiedener Weise in Erscheinung treten können. Die sichtbaren Verschlussmerkmale sind offenbar durch den arttypischen Bauplan des Riechorganes bestimmt; es besteht keine Beziehung zwischen diesen und der systematischen Stellung einer Art. Wir erkennen damit im embryonalen Nasenverschluss eine generelle

Begleiterscheinung der Morphogenese des Riechorganes bei Vögeln.

Die Verschlussdauer geht parallel mit der Länge der Brutzeit. Die äusseren Nasenöffnungen werden unmittelbar nach der Abtrennung infolge der Verwachsung ihrer Wände verschlossen. Erst gegen den Schlüpftag hin wird das Verschlussgewebe reduziert, sodass bei frisch geschlüpften Jungen das Vestibulum und die äusseren Nasenöffnungen offenstehen. Der Schlüpftag erscheint damit als Fixpunkt, da die Verwachsungen stets auf diesen Zeitpunkt hin abgebaut werden.

B. Die Histologische Untersuchung des Nasenverschlusses.

Aus den übereinstimmenden Merkmalen des embryonalen Nasenverschlusses, wie sie die makroskopische Untersuchung gezeigt hat, dürfen wir nicht ohne weiteres auf eine gleichartige Genese des Füllgewebes schliessen. Es ist also die Frage nach möglichen Unterschieden in der Histogenese dieser Verschlussbildungen zu prüfen. Überdies verlangt die beobachtete Reduktion des Füllgewebes besondere Beachtung, da diese Phänomene bei Vögeln bisher nicht im Zusammenhang dargestellt wurden.

In den folgenden Abschnitten wird daher die Histogenese des Nasenverschlusses für Star und Wachtel ausführlich beschrieben mit dem Ziel, diese beiden Entwicklungsprozesse einander gegenüberzustellen. Die Wahl möglichst kurzer Zeitintervalle zwischen den einzelnen Stadien drängt sich auf, da sonst wichtige Etappen im Differenzierungsgeschehen übersehen werden. Dies gilt vor allem für spätere Embryonalstadien, bei denen einzelne Abbaustufen im Füllgewebe nur kurze Zeit andauern. Individuelle Variationen im Zustand des Füllgewebes findet man bei Embryonen, die auf Grund ihrer äusseren Merkmale dem gleichen Stadium zugeordnet werden müssen. Der Vergleich von mindestens zwei Individuen gleichen Alters berücksichtigt diese möglichen Abweichungen.

1. *Star.*

a) *Das Ausmass der Verschlussbildung.*

Die Verschlussbildungen, die wir in erster Näherung schon bei der Darstellung der Morphogenese äusserlich erkennen konnten, lassen sich

auf geeignet gewählten Schnitten durch das Riechorgan in ihrem Ausmass übersehen. Der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen kommt dadurch zustande, dass die epidermalen Anteile des äusseren und des inneren Nasenfortsatzes miteinander verwachsen, sodass zwischen diesen eine Epithelmauer entsteht. Die Riechgrube, die mit hochzelligem Sinnesepithel ausgekleidet ist, schliesst unmittelbar an die Verwachsungsstelle an. In ihrem Bereiche findet niemals eine Verschmelzung der Epithel-

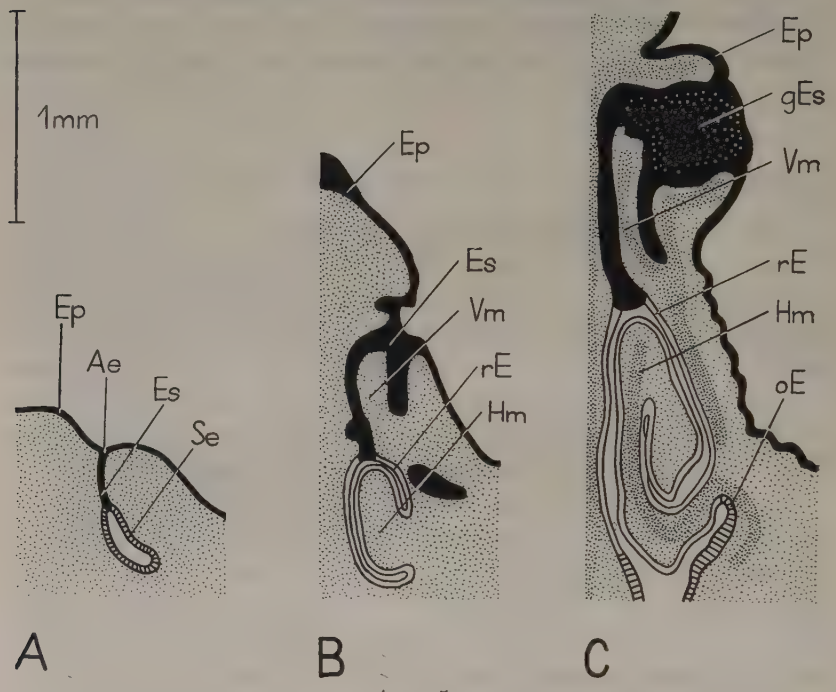


Abb. 5.

Das Ausmass der epidermalen Verwachsung im Riechorgan des Staren. Horizontalschnitte durch den Oberschnabel von Embryonen: A 5., B 7., C 10. eTg.

schichten statt (Abb. 5 A). Die gleichen Verhältnisse konnte Cohn (1903) an Embryonen vom Huhn nachweisen.

Am 7. e Tag erscheint die Epithelmauer in ihrem äussersten Teil stark abgedreht als Folge der Verlagerung der äusseren Nasenöffnungen nach der Seite. Im Innern des Riechorgans ist die Sonderung in Vorhof, Haupt- und eigentliche Riechhöhle bereits vollzogen. Die entsprechenden Muscheln, für jede Höhle eine, sind in Bildung begriffen. Der Vorhof umfasst das ganze Gebiet der epithelialen Verwachsung, d. h. die Verschlussbildung ist ein Merkmal des Vorhofs und auf Grund ihrer Entstehung ein Problem der Epidermisent-

wicklung. Das Sinnesepithel der ursprünglichen Riechgrube sondert sich später in ein olfaktorisches Epithel, welches die Wände der Haupthöhle und deren Muschel überzieht, und in das eigentliche Riechepithel, welches auf die Riechhöhle und den Riechhügel beschränkt bleibt (Abb. 5 B und C).

Die Epithelmauer nimmt im Laufe der Entwicklung an Volumen zu, unter keinen Umständen aber greift sie über das Gebiet des Vorhofs hinaus. An der Berührungsstelle zwischen den Nasenfortsätzen und dem Oberkieferfortsatz kommt es zuerst auch zu einer Verschmelzung der epidermalen Anteile. Die Entwicklung bleibt aber nicht auf diesem Zustand stehen, sondern die verschmolzenen Epithelschichten werden aufgelöst. Damit kommen die Bindegewebeanteile der Gesichtsfortsätze miteinander in Kontakt und verwachsen zur einheitlichen Anlage des Oberschnabels.

Daraus geht deutlich hervor, dass die Art der Verwachsung (epithelial oder bindegewebig) zwischen den einzelnen Teilen der Gesichtsfortsätze schon früh embryonal genau festgelegt ist.

b) *Die Histogenese des Füllgewebes.*

Zu den Zeichnungen ist zu bemerken, dass die halbschematischen Übersichten und die cytologischen Bilder für sich je im gleichen Masstab gehalten sind. Somit können die beiden Reihen unter sich direkt verglichen werden. Die Übersichtsbilder (Querschnitte durch den Oberschnabel) geben in ihrer Gesamtheit einen Überblick über die formativen Veränderungen des Vorhofs (Vestibulum) in der Region der äusseren Nasenöffnungen. Verschiedene Signaturen lassen den jeweiligen Zustand des Füllgewebes erkennen. Die für die cytologische Darstellung gewählten Ausschnitte sind mittels Rechtecken oder Kreisen markiert.

Die Histogenese des Füllgewebes wird im Überblick gegeben, wobei wir nur die für unsere Probleme wichtigen Differenzierungserscheinungen hervorheben. Für viele Einzelheiten müssen wir daher auf die Bilder verweisen.

Die Epithelmauer, welche die kompakte Anlage des Vorhofs darstellt, entsteht aus der Verschmelzung zweier undifferenzierter Epidermisschichten (Abb. 6 A). So finden wir am 4. e Tag ein locker gebautes Gewebe vor, dessen homogenes Protoplasma ein System von Anastomosen bildet. In dieser von Hohlräumen durchsetzten Grundmasse erkennt man zentral (Verwachsungszone) verschieden grosse, chromatinreiche Kerne in willkürlicher Anordnung. Die Basalkerne sind bedeutend regelmässiger angeordnet, und das sie umgebende Protoplasma erscheint dichter. Ausser der Basalmembran, welche die Grenze gegen das Bindegewebe hin darstellt, können keine Differenzierungsprodukte wahrgenommen werden. Wir müssen daher den Ausgangszustand als acellulär (Symplasma) bezeichnen (Abb. 6 B).

Die physiologische Aktivität ist beträchtlich, denn man findet in der Verwachsungszone, häufiger aber in der Basalschicht, Mitosestadien.

Dadurch nimmt die Kerndichte wie auch das Protoplasma bedeutend zu, wobei das Füllgewebe sein Volumen stark vergrössert (Abb. 7 A ff.).

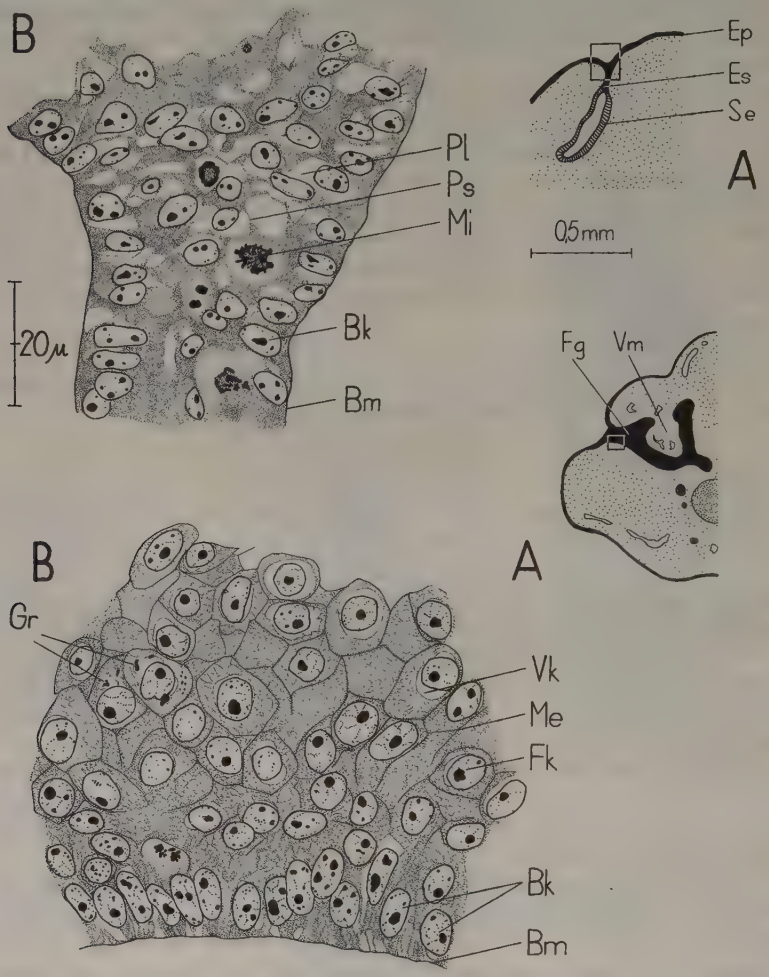


Abb. 6 und 7.

Der Frühzustand des epidermalen Füllgewebes.
Oben: Star 4. eTg, Frontalschnitt durch den Kopf, unten: Star 7. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe (linke Nasenöffnung).

Allmählich treten im Protoplasma Differenzierungsprodukte in der Form feinster Zellgrenzen auf. Diese unterteilen das Füllgewebe, die Basalschicht ausgenommen, in der Weise, dass einkernige Zellen entstehen. Man erkennt nun auch einen Unterschied in der Struktur der

Kerne, und zwar erscheint die Chromatinsubstanz der hellen Füllgewebekerne in einem Nukleolus konzentriert, in den dunklen Basalkernen

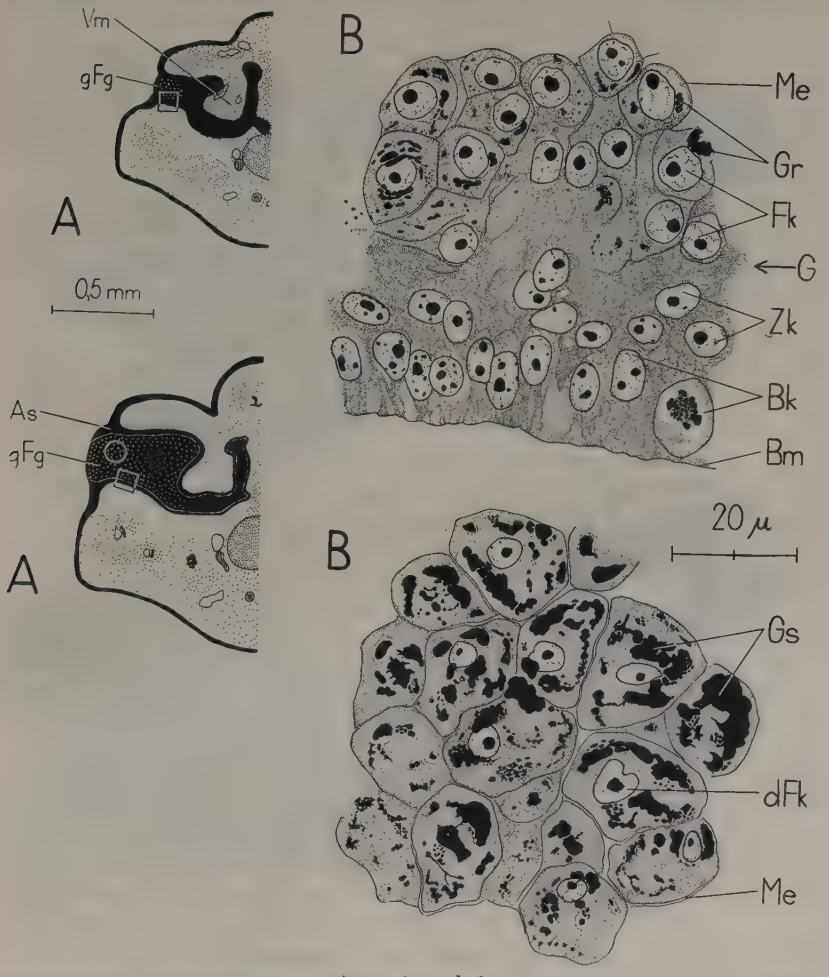


Abb. 8 und 9.

Die Ausschüttung der Granula in den Füllgewebezellen.
Oben: Star 8. eTg, unten: Star 9. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

dagegen mehr diffus verteilt. Die Mitosetätigkeit bleibt von jetzt an auf die Basalschicht beschränkt (Abb. 7 B).

Mit dem Abschluss der Zellbildung tritt bereits in den grossen, polyedrischen Zellen der zentralen Zone eine Ausschüttung von Granulationen auf (Abb. 8 A). Sie erscheinen in den zum Teil vakuolisierten

Zellen an beliebigen Stellen und färben sich mit Eosin intensiv rot (PRENANT-Methode). In der Basalzone erkennt man mehrere Lagen von Kernen, die weder von Membranen noch von Granulationen umgeben

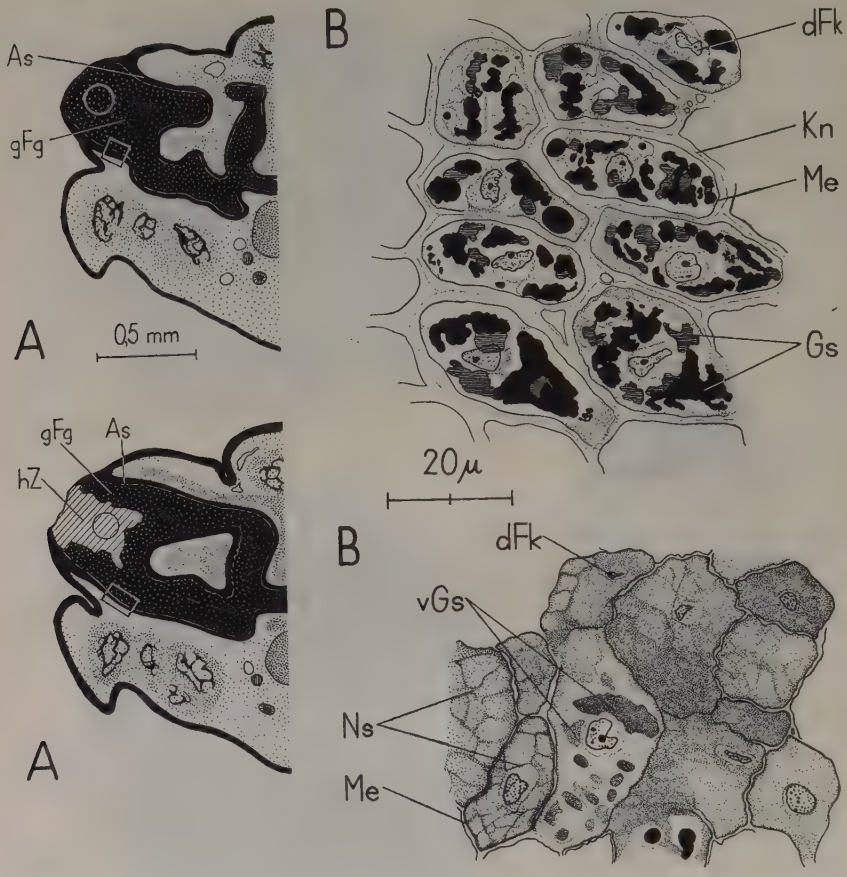


ABB. 10 und 11.

Die Reduktion des Füllgewebes.

Oben: Star 10. eTg, unten: Star 11. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.

A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

sind. Sie unterscheiden sich im Aussehen und in der Anordnung von den Füllgewebekernen (Abb. 8 B).

Im ursprünglich homogenen Füllgewebe hat sich somit eine Sonderung vollzogen in einen zellularisierten Anteil, das eigentliche Füllgewebe und in die Anlage der späteren Auskleidung, die auf dieser Stufe noch keine Zellen aufweist. Von nun an verfolgen wir das Differenzierungsgeschehen für die beiden Komponenten gesondert:

1. *Das Füllgewebe.* — Die Granulaausschüttung erfasst immer mehr Zellen, und zwar schreitet dieser Vorgang von aussen nach innen feldartig fort (Abb. 9 A). Die zunächst kleinen, eckigen Granulationen vereinigen sich zu grossen Schollen und verdrängen das körnige Protoplasma immer mehr. Gleichzeitig beobachtet man eine geringe Verkleinerung der Zellkerne, von denen einzelne Anzeichen der Schrumpfung aufweisen. Die ursprünglich zarten Zellgrenzen treten stärker hervor; sie färben sich intensiv mit Lichtgrün (PRENANT-Methode) (Abb. 9 B).

Wenn die Granulasekretion ihr Maximum erreicht hat (9./10. e Tag), so ist in den blasigen Füllgewebezellen fast das gesamte körnige Protoplasma verschwunden. Die Granulaschollen bilden dann grössere Komplexe mit auffallend runden Konturen. Die Zellkerne zeigen bereits unverkennbare Degenerationserscheinungen, nämlich geschrumpfte Konturen, kleinere Nukleolen sowie eine mehr körnige Binnenstruktur; oft sind sie von einer Vakuole umschlossen. Sehr deutlich ist auch die maximale Entfaltung der Zellgrenzen in diesem Stadium zu sehen. Obwohl ihre peripheren Konturen nur schwer erkannt werden können, so treten doch an günstigen Stellen feinste Interzellularbrücken, vor allem aber die Interzellularknötchen hervor (Abb. 10 B).

Bald zeigen sich auch an den Granulationen auffällige Reduktionserscheinungen, und zwar in denjenigen Zellen, welche als erste Granula produzierten (Abb. 11 A). So sehen wir in der äussersten Zone des Füllgewebes einen Komplex blasiger Zellen, deren Inhalt merkwürdig hyalin erscheint und sich mit Lichtgrün (PRENANT-Methode) homogen anfärbt. Ausser feinen Netzstrukturen erkennt man die deutlich degenerierten Kerne, denen die Nukleolen fehlen. Besonders aufschlussreich ist die Grenzzone zwischen granulahaltigen und granulalosen Füllgewebezellen, da wir hier den Vorgang der Granulareduktion verfolgen können. Es lassen sich hier in einzelnen Zellen verquellende Schollen nachweisen, deren Verhalten gegenüber den Farbstoffen umzuschlagen scheint. Sie tingieren sich noch schwach mit Eosin, nehmen aber bereits auch das Lichtgrün an, wobei eine Zwischenfarbe resultiert. Die Konturen solcher Schollen sind mehr oder weniger stark verwischt. Die Zellwände erscheinen geschrumpft und liegen einander dicht an, sodass die Interzellularstrukturen nicht mehr hervortreten (Abb. 11 B).

Die grossen Granulaschollen verschwinden ziemlich rasch im ganzen Füllgewebe, wobei der Reduktionsvorgang in seiner Ausbreitung die gleichen Gesetzmässigkeiten zeigt wie die Granulasekretion. Zugleich schrumpft das gesamte Füllgewebe und löst sich von den Wänden des Vorhofs ab (Abb. 12 A). Die Kontraktion des Füllgewebekomplexes beruht auf einer solchen seiner Zellen, welche sich überdies noch aus dem Verbande lösen. Die Kerne sind nun völlig degeneriert; an ihrer Stelle findet man Chromatinklumpen. Je nach dem Zerfallsstadium färben sich die einzelnen Zellen ganz verschieden. Zahlenmässig überwiegen helle Zellen mit merklich geschrumpften Zellwänden. An diesen erkennt man feine Tröpfchenstrukturen in netzartiger Anordnung, die sich mit

Fe-Hämatoxylin dunkelviolett färben. Sehr wahrscheinlich handelt es sich bei diesen Strukturen um Abbaustoffe der Zellwände (Abb. 12 B).

Am Schlüpftag ist vom ganzen Füllgewebekomplex nichts mehr zu sehen. Im Vestibulum findet man höchstens Gerinnsel als letzte Abbau-

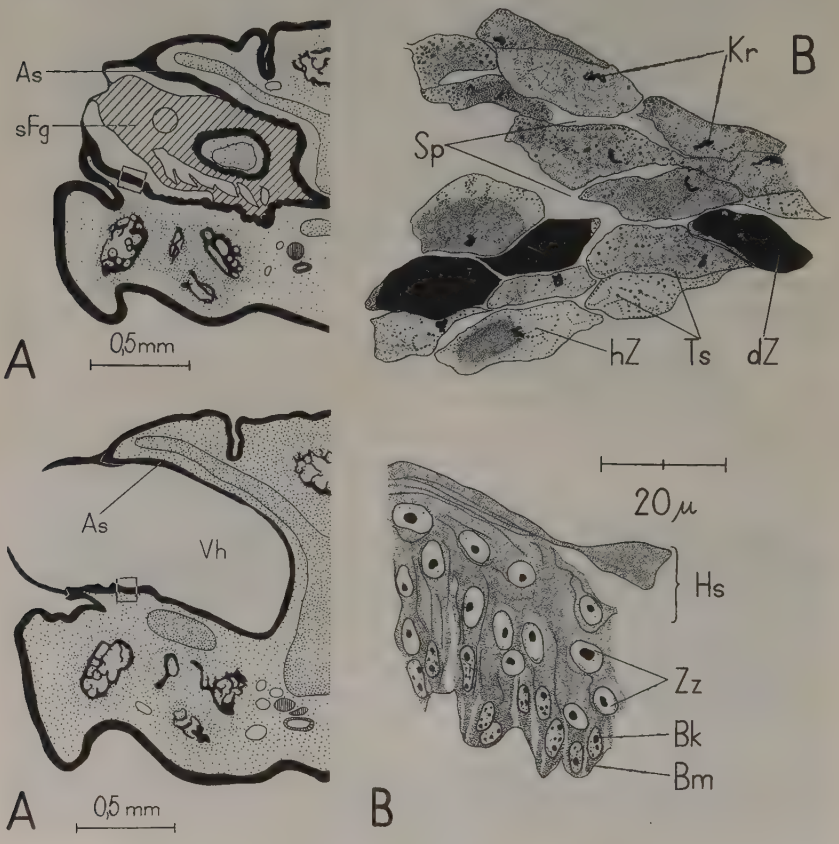


Abb. 12 und 13.

Die Lösung des Nasenverschlusses.
Oben: Star 12. eTg, unten: Star Schlüpftag, Querschnitt durch den Oberschnabel.

A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe (oben), resp. dem Vorhofsepithel (unten).

produkte des Füllgewebes oder noch vereinzelte Zellen, die beliebige Stadien des Reduktionsvorganges darstellen (Abb. 13 A).

Die letzten Abbaustadien des Füllgewebes (Abbau der Granulaschollen) sind charakterisiert durch eine grosse Variation der Zelltypen, da die verschiedensten Abbaustufen nebeneinander vorkommen können. Das zahlenmässige Überwiegen der einen oder anderen Form gestattet,

den Reduktionsvorgang in seiner Norm darzustellen. Bei der obigen Darstellung folgten wir diesem Prinzip.

Die Besonderheiten des Abbauprozesses wie auch dessen physiologische Erscheinungen, soweit diese einer Untersuchung zugänglich sind, berücksichtigen wir später, wenn wir die Natur des Abbauprozesses im Zusammenhang diskutieren (S. 62).

2. *Die Entstehung des Vorhofsepithels.* — Für den Ausgangszustand verweisen wir auf die Abb. 8 B. In diesem Stadium fehlen Zellgrenzen

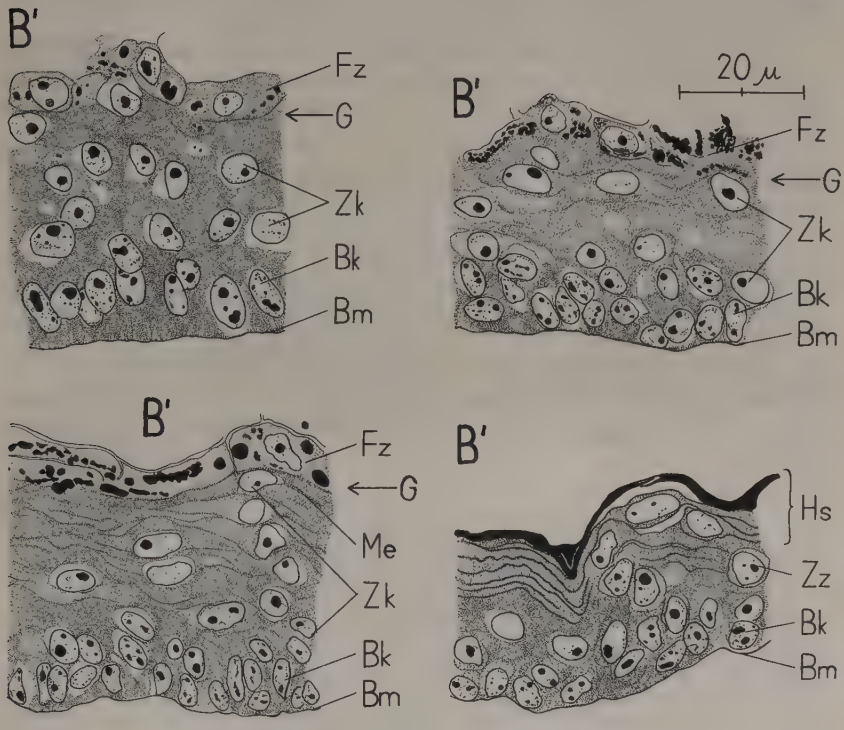


Abb. 9 B'—12 B'.

Die Entstehung des Vorhofsepithels.
Oben: Star 9. und 10. eTg, unten Star 11. und 12. eTg. Die hier dargestellten Ausschnitte findet man in den entsprechenden Übersichtsbildern (Abb. 9 A—12 A) eingezeichnet.

in der Basalschicht und in der Zone der Intermediärkerne. Die Basalkerne allein sind mitotisch aktiv, sodass immer mehr Intermediärkerne nach innen zu gebildet werden. Diese ordnen sich meistens in auffälligen Reihen an, nehmen dabei an Grösse zu, und ihre Chromatinsubstanz scheint sich in einem einheitlichen Nukleolus zu konzentrieren. Häufig sind diese mehr oder weniger regelmässig gelagerten Kerne von Vakuolen umgeben (Abb. 9 B', 10 B').

Später erscheinen in der Umgebung der Intermediärkerne feine Zellgrenzen, und dabei entstehen deutlich abgeplattete Zellen. Niemals aber erreichen die Zellwände, die allmählich auch in der Region der Basalschicht auftreten, eine gleich intensive Entfaltung wie im transitorischen Füllgewebe (Abb. 11 B').

Die von der Basalschicht am weitesten entfernten Intermediärzellen platten sich sehr stark ab und verhornen schliesslich (Abb. 12 B'). In den tiefern Schichten greift die Zellbildung auch auf die Basalschicht über; die Zellgrenzen werden von Interzellularspalten gebildet, und die Interzellularbrücken sind kaum zu erkennen.

Am Schlüpftag wird das Vestibulum von einem typischen, geschichteten Plattenepithel, einer definitiven Epidermisstruktur, ausgekleidet (Abb. 13 B).

c) *Die Kennzeichen des Histogeneseverlaufs im Füllgewebe.*

Wenn wir von der Ähnlichkeit der beobachteten Differenzierungserscheinungen ausgehen, so lässt sich die gesamte Entwicklung des Füllgewebes in 3 Phasen gliedern. Dabei bedeuten die willkürlich gewählten Einschnitte nicht etwa Haltepunkte im Differenzierungsgeschehen, sondern ein Hilfsmittel, um die Erscheinungen der Histogenese zu ordnen. Wir gewinnen auf diese Weise die für einen Vergleich mit der Wachtel notwendigen Kriterien.

1. Phase A: 4.—7. e Tag (Wachstum). — Das Verschlussgewebe entsteht unmittelbar nach der Bildung der äusseren Nasenöffnungen aus der Verschmelzung zweier undifferenzierter Epidermisschichten. Die lockere Epithelmauer ist zunächst acellulär gebaut. Zahlreiche Mitosen in der Verwachsungszone, besonders aber in der Basalschicht, bewirken eine Vermehrung der Kerne und der protoplasmatischen Grundsubstanz. So bildet sich ein homogener epidermaler Füllstrang. Die Wachstumsphase wird abgeschlossen mit dem Erscheinen von zarten Zellgrenzen, den ersten Differenzierungsprodukten der protoplasmatischen Grundsubstanz.

2. Phase B: 8.—10. e Tag (Differenzierung, Granulasekretion). — Sobald die Zellularisierung des eigentlichen Füllgewebes beendet ist, manchmal schon etwas früher, erscheinen in den grossen polyedrischen Zellen kleine, eckige Granula. Sie entstehen an beliebigen Orten im Protoplasma und vergrössern sich zu mächtigen Schollen, die sich später mit-

einander vereinigen, wobei sie die Zellen fast ganz ausfüllen. Gleichzeitig verschwindet das körnige Protoplasma bis auf wenige Reste, sodass die Zellen wie vakuolisiert aussehen. Die runden Füllgewebekerne beginnen zu degenerieren, sie schrumpfen ein und verlieren dabei ihren markanten Nukleolus. Die Füllgewebezellen habe an Grösse zugenommen und ihre Zellwände sind bedeutend verdickt.

Zu Beginn dieser Phase ist auch die spätere Auskleidung des Vorhofs in ihrer Anlage zu erkennen. Sie umfasst zunächst die Basalschicht und die von ihr gebildeten Intermediärkerne. Im Zustande von ca. 5 Zellschichten setzt in dieser Zone die Zellbildung ein, wobei sie aber nie die gleichen Ausmasse erreicht wie im Füllgewebe. Allmählich platten sich die obersten Schichten stark ab und bilden schliesslich verhornte Lamellen. Damit entsteht ein typisches geschichtetes Plattenepithel, d. h. eine definitive Epidermisstruktur, die sich in ihrer Histogenese scharf von derjenigen des transitorischen Füllgewebes unterscheidet.

3. Phase C: 10.—13. e Tag = Schlüpftag (Abbau des Füllgewebes). — In der letzten Phase der Entwicklung findet man im Füllgewebe alle möglichen Abbaustadien von Zellen nebeneinander vor; ihre zeitliche Sukzession lässt sich folgendermassen darstellen: Zunächst verschwinden die Granulationen, indem sie verquellen und ihre Affinitäten gegenüber Farbstoffen ändern. So entstehen die grossen hyalinen Blasenzellen, in welchen feinste Netzstrukturen zu erkennen sind. Später schrumpft das gesamte Füllgewebe ein, wobei sich die einzelnen Zellen aus dem Verbande lösen. Sie zeigen entsprechend ihrem Inhalt alle Farbnüancen von dunkel bis hell. Bei den Tröpfchenstrukturen, die sich an den erwähnten Zellen nachweisen lassen, handelt es sich sehr wahrscheinlich um Abbaustoffe der Zellwände. Am Schlüpftag ist der Reduktionsvorgang beendet.

2. *Wachtel.*

a) *Das Ausmass der Verschlussbildung.*

Die kompakte Anlage des Vorhofs (Epithelmauer) entsteht hier, gleich wie beim Staren, aus der Verschmelzung der epidermalen Schichten des äusseren und inneren Nasenfortsatzes. Erst später ergeben sich markante Unterschiede, da bei der Wachtel der Vorhof infolge der komplexen

Muschelbildungen (Vorhofsmuschel und ventrale Lamelle) bedeutenden formativen Veränderungen unterworfen ist. Dabei erfährt das Füllgewebe im Vergleich zum Staren eine mehr flächenhafte Entfaltung. Es bleibt aber immer auf den Vorhof beschränkt.

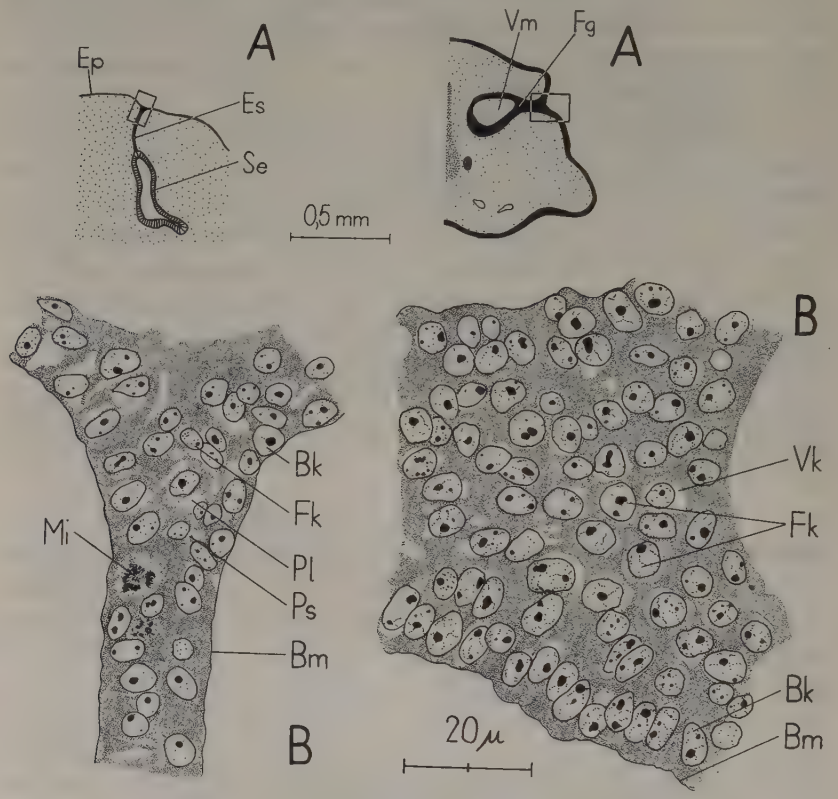


Abb. 14 und 15.

Der Frühzustand des epidermalen Füllgewebes.
Links: Wachtel 6. eTg, Frontalschnitt durch den Kopf, rechts: Wachtel 9. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

b) *Die Histogenese des Füllgewebes.*

Am 6. e Tag finden wir bereits die Epithelmauer vor, obwohl die äusseren Nasenöffnungen noch nicht vollkommen abgetrennt sind. In diesem undifferenzierten Epidermisgewebe beachten wir den lockern Bau der protoplasmatischen Grundsubstanz und die geringe Zahl von Kernen, die gleich wie in den freien Epidermisschichten angeordnet sind (Abb. 14 A und B). Viele Mitosen, deren Zahl in der Basalschicht überwiegt, dokumentieren die beträchtliche Aktivität des Füllgewebes.

Inzwischen sind im Vorhof und in der Haupthöhle die Anlagen der Muscheln entstanden, sodass das Füllgewebe jetzt ein System von Lamellen bildet (Abb. 15 A ff.). Im Füllgewebe erscheint das Protoplasma bedeutend dichter und von feinen Fasern durchzogen. In der Umgebung der uniformen Kerne entstehen auffällige Vakuolen, die sich im homogenen Füllgewebe deutlich abheben (Abb. 15 B).

Die Zellbildung lässt sich zuerst in der zentralen Partie des Füllgewebes (äussere Nasenöffnung) nachweisen. Diese Zellen erscheinen oft vakuolisiert, besonders dann, wenn sie schon Granula enthalten (Abb. 16 B). Die Zellbildung unterbleibt zunächst in der Zone der Basalkerne, die jetzt allein noch Mitosestadien zeigen.

(Eine sehr frühe Granulaproduktion findet man in den Zellen des ventralen Operculumrandes, wo bei dem erwähnten Stadium bereits ansehnliche Schollen auftreten (Abb. 16 A). Aus der weiteren Entwicklung geht hervor, dass jene Zellen in ihrem Differenzierungszustand gegenüber dem Füllgewebe um ca. 1—2 Tage im Vorsprung sind, im übrigen aber den gleichen Gesetzmässigkeiten unterliegen).

Der Vorgang der Zellbildung schreitet relativ langsam von aussen nach innen durch die Füllgewebelamellen fort. Die anfänglich zarten Zellgrenzen werden verdickt, sodass ihre Interzellularräume und —brücken an einzelnen Stellen hervortreten. Die Ausschüttung von Granula erfolgt nur zögernd. In den vakuolisierten Zellen erkennt man einzelne grosse, meist tropfenförmige Schollen, die sich rot — rotviolett färben (PRENANT-Methode). Die geschrumpften Kerne deuten unverkennbar auf degenerative Prozesse hin (Abb. 17 B).

Eine intensive Granulaproduktion ist jetzt in der ganzen Ausdehnung der Füllgewebelamellen zu beobachten. Damit können wir das der Reduktion unterliegende Füllgewebe von der Anlage des Vorhofsepithels einwandfrei unterscheiden (Abb. 18 A). In den Füllgewebezellen findet man Granula von ganz verschiedener Grösse, und zwar sind die grössten Schollen am häufigsten in den zentralen Zellen, d. h. dort, wo wir bei früheren Stadien die ersten Granula nachweisen konnten. Die Kerne zeigen neben degenerierten noch weitgehend intakte Formen (Abb. 18 B).

Gegen das Ende der Brutzeit nehmen die Füllgewebezellen an Grösse zu (Blasenzellen), und die Granula vereinigen sich zu einheitlichen Schollen, welche oft die geschrumpften Kerne umhüllen. Das körnige Protoplasma verschwindet ganz, sodass die Sonderung in Füllgewebe und Auskleidung noch deutlicher wird. Die Wände der blasigen Zellen erscheinen sehr dünn und liegen einander so eng an, dass die Interzellularspalten und -brücken nicht mehr hervortreten (Abb. 19 B).

Im Vorhofsepithel erkennt man eine Basalschicht und mehrere Lagen von Intermediärkernen, die sich in charakteristischen Reihen anordnen. Die Zellbildung hat bereits eingesetzt. Die Zellgrenzen werden hier einzig durch Interzellularspalten repräsentiert.

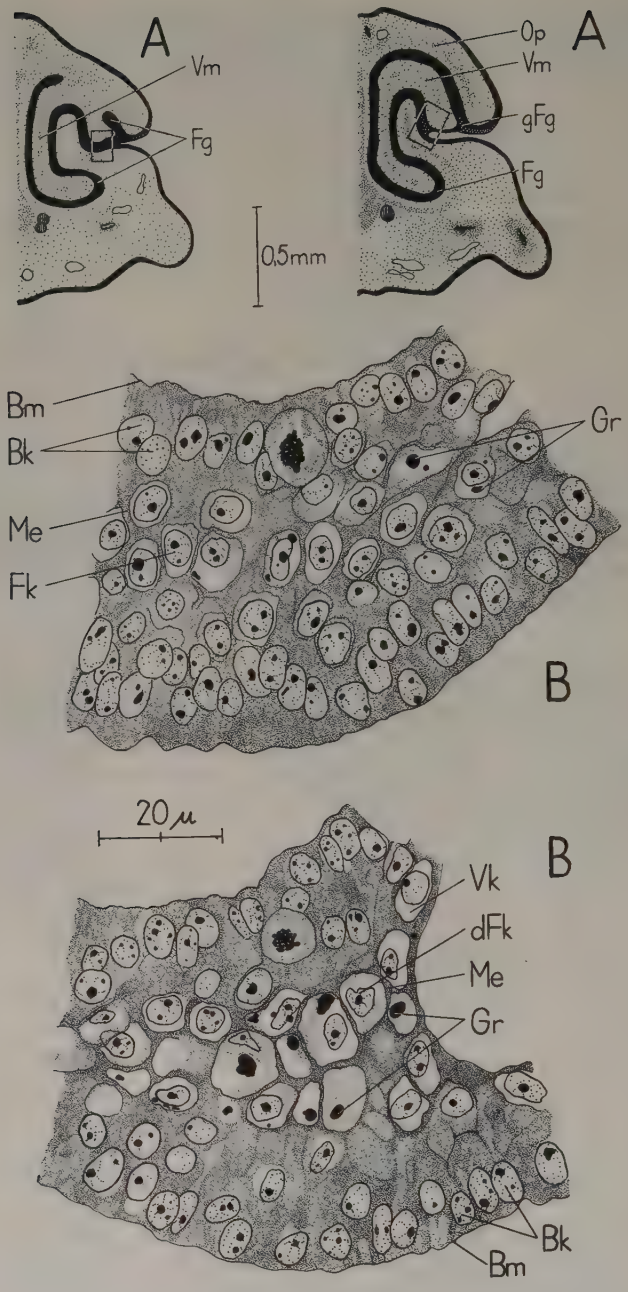


Abb. 16 und 17.
Der Beginn der Granulaproduktion im Füllgewebe.
Links, resp. oben: Wachtel 10. eTg, rechts, resp. unten: Wachtel 12. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

Die letzten Abbaustadien folgen einander sehr rasch. Zunächst löst sich das Füllgewebe vom Vorhofsepithel ab (Abb. 20 A). In den geschrumpften Zellen erkennt man teils Granulaschollen, teils enthalten sie eine homogene Substanz, in welcher die Kernreste als kleine Klumpen hervortreten. Der Vorgang der Membranauflösung lässt sich an vereinzelten Zellgruppen verfolgen (Abb. 20 B). Noch erhaltene Granulaschollen zeigen typische „Korrosionsformen", andere dagegen besitzen verwischte Konturen und färben sich nur noch schwach (Verquellung). An leeren Zellen erkennt man in überzeugender Weise die letzten Abbaustufen des Gewebes. So findet man noch intakte Zellen ohne Granula mit deutlichen Netzstrukturen und Kerntrümmern, während von den in Auflösung begriffenen Zellen einzig körnige Membranfetzen nachweisbar sind. Diese Membranreste lösen sich in Tröpfchenstrukturen auf, wobei besonders an Berührungsstellen von abgebauten Zellen Ansammlungen von Gerinnseln entstehen. Diese vermischen sich mit schleimartigen Substanzen, die vom respiratorischen Epithel der Haupthöhle abgesondert werden, und überziehen das Vorhofsepithel.

Die Entwicklung des Vorhofsepithels zeigt keine Besonderheiten. Die obersten Intermediärzellen flachen stark ab und verhornen, sodass am Schlüpftag sich ganze Lamellen von dem geschichteten Plattenepithel ablösen (Abb. 20 B').

c) *Die Kennzeichen des Histogeneseverlaufs.*

Die Histogenese des Füllgewebes bei der Wachtel ist charakterisiert durch eine gewisse „Trägheit" der einzelnen Differenzierungsschritte. Daraus ergibt sich ein relativ starkes „Überlappen" der verschiedenen Entwicklungszustände. Wir versuchen trotzdem eine Gliederung des Entwicklungsverlaufs:

1. Phase A: 6.—10. e Tag (Wachstum). — Die Epithelmauer, welche die Anlage des Vorhofs darstellt, entsteht durch die Vereinigung der epidermalen Decken von äusserem und innerem Nasenfortsatz. Zunächst stellt sie ein undifferenziertes Gewebe dar. Die protoplasmatische Grundsubstanz ist nicht zellulär gegliedert. Durch Vermehrung der Kerne und des Protoplasmas entsteht ein homogenes epidermales Füllgewebe, das infolge der besonderen Entfaltung der Muscheln flächenhaft als Lamellen angeordnet wird.

2. Phase B: 11.—15. e Tag (Zellbildung und Granulasekretion). — Zellgrenzen als erste Differenzierungsprodukte des Protoplasmas erscheinen in der zentralen Zone des Füllgewebes. Der Vorgang der Zellbildung erfasst allmählich das ganze

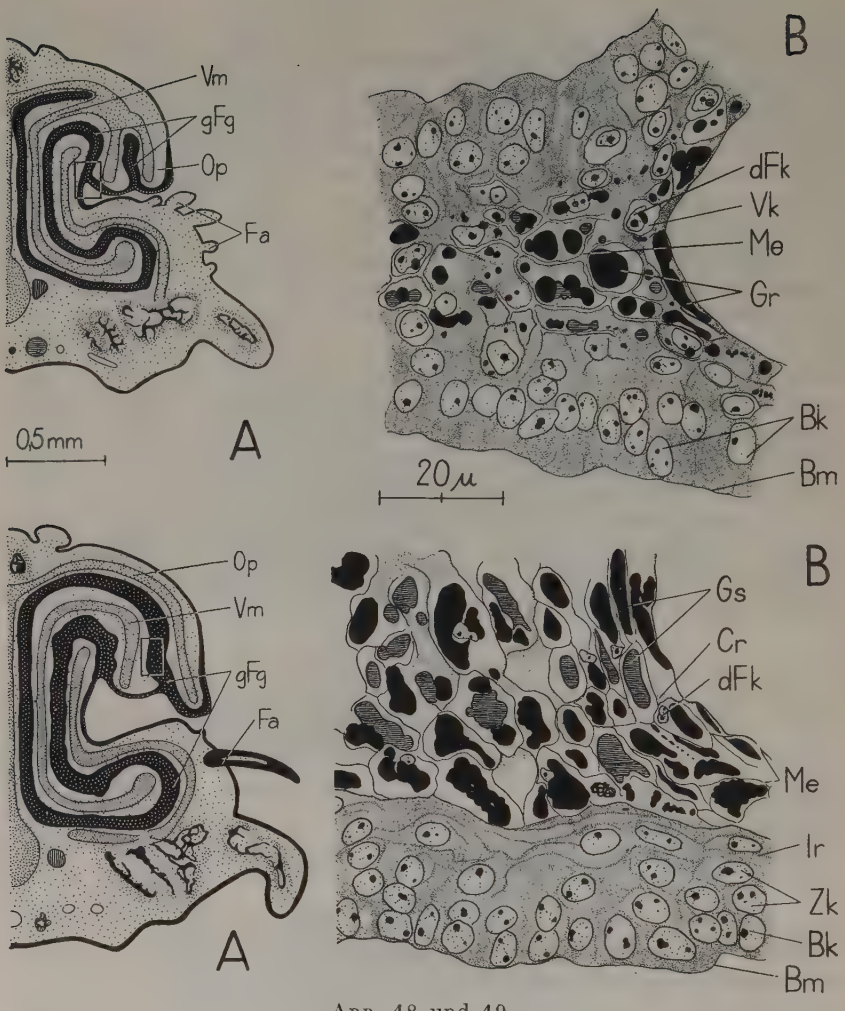


Abb. 18 und 19.

Die Reduktion des Füllgewebes.
Oben: Wachtel 14. eTg, unten: Wachtel 16. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

Gewebe, ohne aber auf die Basalschicht überzugreifen. Fast gleichzeitig findet intrazellulär eine Ausschüttung von Granula statt, zunächst wieder in den zentralen Zellen, dann nur langsam fortschreitend, auch in solchen der Basalzone. Die tropfenförmigen Granula werden grösser, fliessen zusammen und bilden grosse

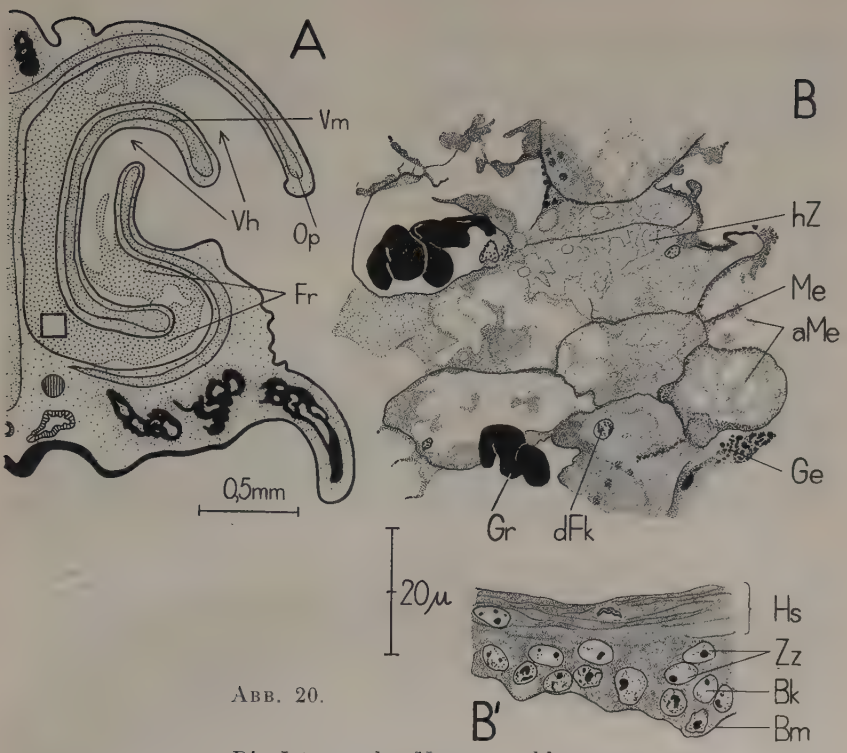


ABB. 20.

Die Lösung des Nasenverschlusses.
Wachtel Schlüpftag, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersicht.
B = Ausschnitt aus der Füllgewebezone.
B' = Ausschnitt aus dem Vorhofsepithel.

Schollen. Damit verlieren die nun blasenförmigen Zellen ihr gesamtes körniges Protoplasma, und die Zellkerne zeigen deutliche Schrumpfungsformen.

Gegen das Ende dieser Phase lassen sich auch das transitorische Füllgewebe und das sich bildende Vorhofsepithel voneinander unterscheiden. Das letzte entwickelt sich zu einer definitiven Epidermisstruktur und stellt am Schlüpftag ein geschichtetes Plattenepithel dar.

3. Phase C: 16.—18. e Tag = Schlüpftag (Abbau des Füllgewebes). — Anschliessend an die Konzentration der Granula in grossen Schollen erfolgt deren Verflüssigung. Bei diesem Vorgang, der allem Anschein nach sehr rasch ablaufen muss, entsteht in den Zellen eine homogene Masse, die gegenüber Farbstoffen anders

reagiert als die kompakten Schollen. Hervorzuheben ist das lange Andauern des Granulazustandes, da noch ca. 1 Tag vor dem Schlüpfen im Füllgewebe solche Schollen gefunden werden können.

Das Stadium der hyalinen Zellen wird rasch durchlaufen. Es folgt die Auflösung der Zellwände, deren gerinnselartige Abbaustoffe am Schlüpftag zusammen mit schleimähnlichen Stoffen nachgewiesen werden können.

3. *Vergleich des Histogeneseverlaufs bei Star und Wachtel.*

Die Morphogenese der äusseren Teile des Riechorganes zeigt bei Vögeln keine Besonderheiten, die etwa als gruppentypische Merkmale aufgefasst werden könnten. Nun wissen wir aber, dass sich homologe Organe in ihrer Entwicklung durch zeitliche Verschiebungen von Wachstums- und Differenzierungsvorgängen unterscheiden können. So

Tabelle 1.

Die zeitliche Folge der Differenzierungszustände bei Star und Wachtel.

Entwicklungszustand des Füllgewebes	Star		Wachtel		Phase
	e Tg	% Bd	e Tg	% Bd	
Bildung der Epithelmauer = Anlage der Vorhofs . .	4.—5.	31-39	6.—7.	33-39	A
Homogener epithelialer Füllgewebestrang	6.	46	9.	50	
Zelluläre Struktur des Füllgewebes	7.	54	10.	56	
1. Granulabildung	8.	62	11.	61	B
Granula im ganzen Füllgewebe	9.	69	13.	72	
Zusammenfliessen der Granula wenig körniges Cytoplasma	10.	77	15.—16.	84-89	
Verquellung der Granula (hyaline Zellen)	11.	85	17.	95	C
Schrumpfung des Füllgewebes event. Lösung des Zellverbandes, Membranabbau . .	12.—13.	93-100	18.	100	

e Tg = Brutdauer in Embryonaltagen (absolut).
% Bd = relatives Alter bezogen auf die gesamte Brutdauer = 100 %.

weist PORTMANN (1938 *a*) auf die Bedeutung zeitlicher Verschiebungen in der Organogenese hin.

Wir führen den Vergleich von Star und Wachtel weiter, indem wir die Erscheinungen der Histogenese für das Füllgewebe der beiden Arten einander gegenüberstellen.

In Tab. 1 sind die wichtigsten Differenzierungsetappen für Star und Wachtel zusammengestellt. Ihr Auftreten im Laufe der Embryonalperiode wird sowohl in Bruttagen als auch in vergleichbaren %-Werten angegeben, wobei wir die arttypische Brutdauer = 100 % setzen.

Aus dieser Zusammenstellung folgt:

1. Bei Star und Wachtel durchläuft das Füllgewebe entsprechende Entwicklungszustände in gleicher zeitlicher Sukzession. Während im Falle des Staren der Verlauf der Histogenese viel straffer erscheint, gehen bei der Wachtel die einzelnen Zustände fliessend ineinander über.

2. Charakteristisch für den Staren ist die rasche Ausschüttung der Granula, die im Zeitraum von 3 Tagen, d. h. innerhalb eines Intervalls von 15 % der gesamten Brutdauer, ihren Maximalwert erreicht. Bis zur vollkommenen Lösung des Verschlusses wird der gleiche Zeitraum, ca. 15% der Brutdauer, beansprucht.

3. Bei der Wachtel beginnt die Granulaproduktion ungefähr im gleichen Zeitpunkt wie beim Staren, d.h. also ca. nach einem Zeitraum, der 61% der gesamten Brutzeit darstellt. Auffallend ist hier das lange Andauern des Granula-Zustandes im Füllgewebe, indem der Maximalwert erst nach ca. 86% der gesamten Brutdauer auftritt (Intervall = 25 %). Die Auflösung des Füllgewebes beansprucht nur kurze Zeit, sie ist am Schlüpftag beendet.

Bei Star und Wachtel zeigt der epidermale Verschlussmechanismus im Vorhof gleiche Entwicklungszustände, die auf entsprechende Potenzen dieser Epidermisbereiche zurückgeführt werden müssen. Die zeitlichen Verschiebungen im Durchlaufen der einzelnen Entwicklungsabschnitte, besonders des Granulastadiums (Phase B), sind evident und erfordern eine besondere Analyse.

Das Problem der zeitlichen Verschiebungen im Histogenese-

verlauf soll im folgenden Abschnitt diskutiert werden. Dabei ist es unerlässlich, noch andere Arten in den Vergleich einzubeziehen, da nur auf diese Weise eindeutige Aussagen ermöglicht werden.

C. Das Zeitliche Verhalten der Verschlussbildungen.

1. *Der Zusammenhang zwischen Verschlussdauer und Länge der Brutzeit.*

Wir konnten zeigen, dass der Nasenverschluss bei systematisch weit entfernten Arten gleich entsteht und auf der Entfaltung von Epidermisstrukturen derselben Wertigkeit beruht. Es bleibt noch abzuklären, wie die mit dem Nasenverschluss verknüpften Entwicklungsprozesse zeitlich in der Embryonalperiode fixiert sind.

Dazu vergleichen wir vier ihrer systematischen Stellung nach verschiedene Arten, die in der Brutdauer und in der Entwicklungsweise voneinander abweichen. Sekundäre Stufen der Ontogenese kommen beim Staren *(Passeres)* und Wellensittich *(Psittaci)* vor. Die Brutdauer beträgt beim erstern 13 (= kurzbrütig), beim letztern 18 Tage (± langbrütig). Die einfachste Form der Entwicklung zeigt die Wachtel *(Galli)*, deren Brutdauer mit 18 Tagen angegeben werden kann. Die Situation des Alpenseglers *(Macrochires)* darf als Zwischenstufe bezeichnet werden, da die Ontogenesekriterien unverkennbar sekundärer Art sind, die Ranghöhe der Adultform aber recht gering ist (Portmann 1942).

Der Vergleich der erwähnten Arten soll zeigen, ob zeitliche Verschiebungen in der Entstehung, im Wachstum und in der Differenzierung des Füllgewebes auftreten. Insbesondere werden wir auf das Verhalten der Granulaphase achten müssen.

Dass wirklich vergleichbare Erscheinungen vorliegen, ergab die Untersuchung von Star und Wachtel. Entsprechendes gilt für den Wellensittich und den Alpensegler, in deren Füllgewebe die bekannten Differenzierungsvorgänge ablaufen, wobei die Membranbildung und vor allem die Granulaformen arttypische Besonderheiten aufweisen.

Die Abb. 21 fasst die Resultate der makroskopischen und histologischen Untersuchung des Nasenverschlusses in graphischer Form zusammen. Die Verschlussdauer wie auch das Auftreten bestimmter Differenzierungszustände können bei den untersuchten Arten direkt verglichen werden, da für die arttypisch abweichenden Brutzeiten eine Einheitsstrecke gewählt wurde. Die einzelnen Bruttage erscheinen auf dieser als Intervalle verschiedener Grösse. Mittels Signaturen wird der jeweils typische Differenzierungszustand des Füllgewebes angedeutet.

Aus Abb. 21 lesen wir zunächst ab, dass der embryonale Nasenverschluss in seiner Dauer mit der Länge der Brutzeit verknüpft ist. Er tritt überall früh, ungefähr nach Ablauf des ersten Drittels der Brutzeit auf. Die Lösung des Verschlusses ist in jedem Fall am Schlüpftag beendet. Somit erkennen wir, dass die relative Dauer des Nasenverschlusses bei den

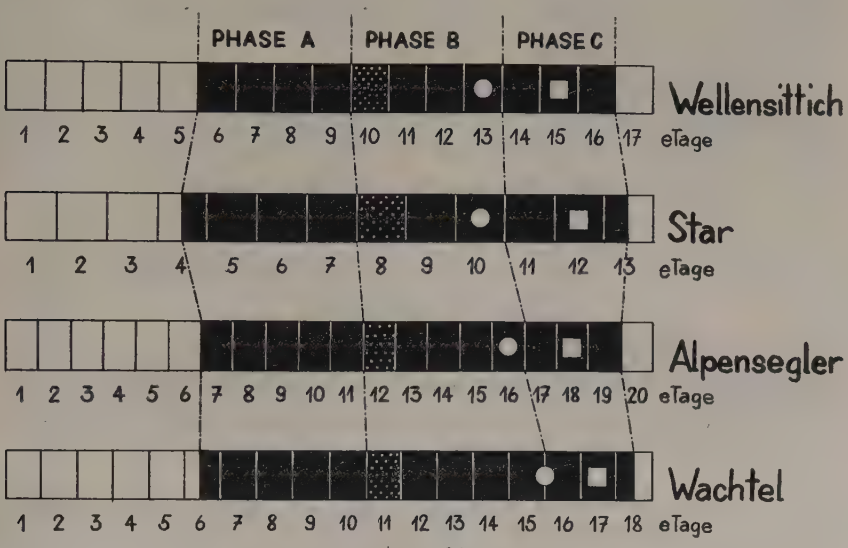


Abb. 21.

Die relative Dauer des embryonalen Nasenverschlusses und der Ablauf des Differenzierungsgeschehens im Füllgewebe.

Signaturen: Kleine Punkte = erste Granula im Füllgewebe.
grosser Punkt = Granulaschollen.
Quadrat = granulafreie, hyaline Zellen.
Phase A = Wachstum, Phase B = Granulaproduktion, Phase C = Reduktion des Füllgewebes.

untersuchten Arten übereinstimmt und dass sämtliche damit verbundenen Entwicklungsprozesse auf einen entsprechenden Zeitraum beschränkt sind. Die beiden letzten Drittel der Brutdauer können daher als Periode des Nasenverschlusses bezeichnet werden.

Im Gegensatz zur Einheitlichkeit der makroskopischen Erscheinungen des Nasenverschlusses bei verschiedenen Arten, ergeben sich im Differenzierungsgeschehen auffällige Unterschiede, die trotz relativer Zeitskala in der Granulaphase deutlich hervortreten. Ihre verschie-

dene Dauer muss auf Unterschiede in der Intensität des Sekretionsvorganges und des Abbauprozesses zurückgeführt werden; denn diese Phase beginnt überall ungefähr in der zweiten Hälfte der Brutzeit. So ergibt sich für die Wachtel eine relative lange, für Star und Wellensittich dagegen eine verkürzte Granulaperiode. Der Alpensegler muss in Bezug auf dieses Merkmal unbedingt den beiden letzten Arten zugeordnet werden, da die Abweichung in diesem Fall mit der Unsicherheit in der Altersbestimmung zusammenfällt.

Morphologisch lassen sich in der Form und der Anordnung der Granula arttypische Unterschiede nachweisen, immer aber wird die Granulaphase abgeschlossen von einem sog. Schollenstadium, wie es aus dem Zusammenfliessen isolierter Granula resultiert.

2. *Der Versuch einer vergleichbaren, quantitativen Erfassung des Abbauvorganges.*

Um die Einzelheiten des Abbauprozesses noch besser zeigen zu können, versuchen wir, die Erscheinungen der Histogenese für die oben erwähnten Arten quantitativ darzustellen. Dabei gehen wir von den folgenden Beobachtungen und Überlegungen aus.

a) Die Histogenese des Füllgewebes zeigt eine typische Wachstumsphase, in deren Verlauf die Zahl der Kerne / Flächeneinheit zunimmt. Im Füllgewebe erkennt man eine gleichmässige, zufällige Verteilung der Kerne. Nach dem Auftreten von Zellen erfahren diese eine beträchtliche Vergrösserung, sodass ihre Zahl / Flächeneinheit abnimmt. Folglich sollte einem definierten Entwicklungszustand eine bestimmte Zahl von Füllgewebezellen / Flächeneinheit entsprechen.

b) Da sich Zellen aber erst bilden, wenn die Kerndichte bereits ihren Maximalwert überschritten hat, so zählen wir anstatt der Zellen, die stets einkernig sind, die Kerne in einer vorgegebenen Füllgewebefläche aus, wir verwenden also die Kerndichte als Mass für die Zelldichte.

c) Für den Vergleich setzen wir bei jeder Art den Maximalwert der Kerndichte = 100% und geben die Kerndichtezahlen der folgenden Stadien in % — Werten dieser Grundgrösse.

d) Für die Brutzeiten wählen wir auf der Zeitachse eine Einheitsstrecke, auf welcher die Bruttage als relative Werte unter sich vergleichbar sind.

Bei einer solchen Darstellung müssen verschiedene Fehlerquellen beachtet werden:

a) *Die Altersbestimmung der Stadien:*

Trotz äusserlich identischem Entwicklungszustand kann es vorkommen, dass im Zustand des Füllgewebes Unterschiede auftreten. Es wurden daher, wenn möglich, zwei gleiche Stadien (äusserlich) berücksichtigt und von diesen minimal je vier Probeflächen ausgezählt.

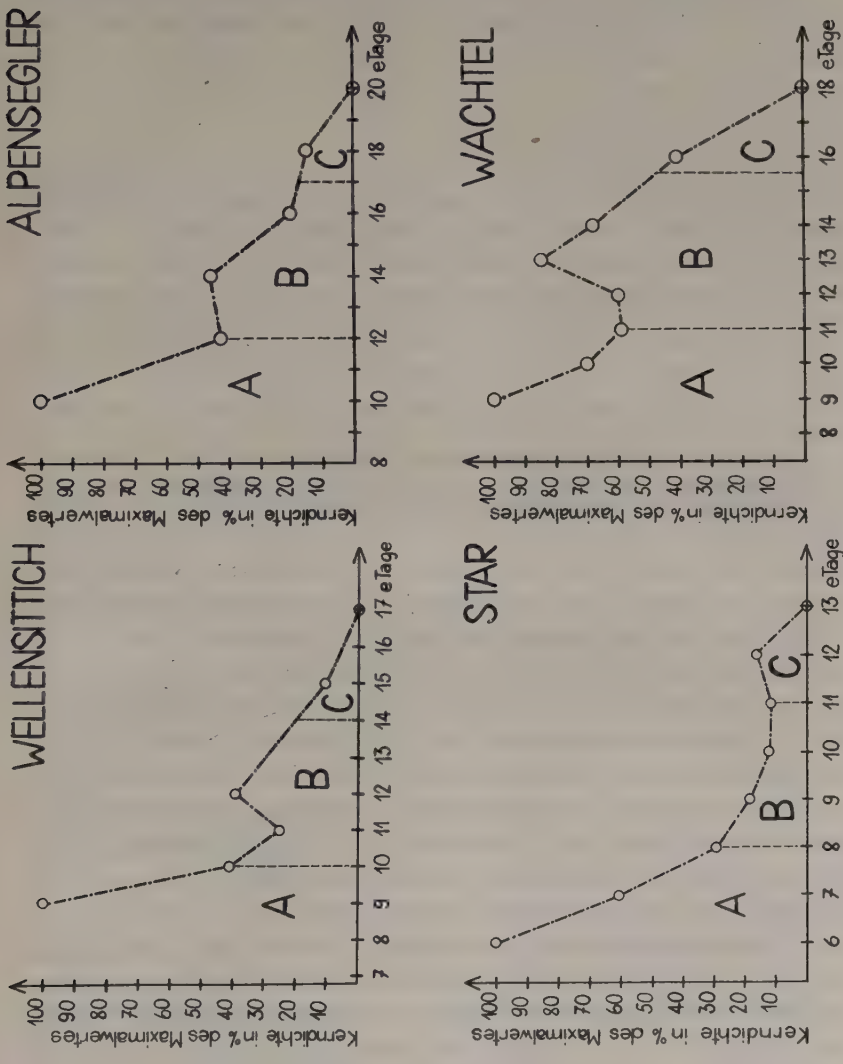


Abb. 22. — Die Kerndichte im Füllgewebe als Funktion der Zeit (Embryonaltage). A, B und C bedeuten die Phasen der Histogenese.

b) *Die Lage der Probeflächen im Füllgewebe:*

Der Entwicklungszustand des Füllgewebes zeigt nicht immer eine durchgehende Einheitlichkeit. Um solche Unregelmässigkeiten auszu-

schalten, wurde darauf geachtet, Flächen mit identischen Zellformen, die für die betreffenden Stadien typisch sind, auszuzählen.

c) *Die Herstellung der Schnitte:*

Es ist unmöglich, jede Schnittserie nach den genau gleichen Bedingungen herzustellen, sodass hier natürlich Unterschiede auftreten können. Besonders gilt dies für die über 13 e Tage alten Stadien, deren Schnäbel vor dem Schneiden enthornt werden mussten (S. 27). Die Auszählungen zeigen aber, dass die Unterschiede nicht allzu gross sind.

d) *Die Vergleichbarkeit der einzelnen Werte:*

Mit abnehmender Kerndichte vermindert sich die Wahrscheinlichkeit, in einem gegebenen Gewebeausschnitt eine bestimmte Zahl von Kernen zu finden. Infolgedessen sind die an den verschiedenen Stadien gewonnenen Werte nicht streng gleichwertig, da dieser Wahrscheinlichkeitsfaktor nicht berücksichtigt wurde. Es genügt festzuhalten, dass nach diesen Überlegungen die Maximalwerte im Vergleich zu den kleinern Werten zu gross sind. (Wir haben auf eine statistische Auswertung verzichtet, da sich im einzelnen doch nicht abschätzen lässt, welcher der erwähnten Faktoren die grösste Ungenauigkeit im Endergebnis bewirkt.)

Trotz aller dieser Einwände scheint uns diese Art der Darstellung gerechtfertigt, da sie uns in erster Näherung einen Überblick über die Besonderheiten des Abbauvorganges vermittelt (Abb. 22).

Die Kurven zeigen in besonders drastischer Weise beim Staren, dass ausgehend von einem maximalen Wert der Kerndichte ein Minimalwert am Schlüpftag erreicht wird.

Eine rasche, anhaltende Abnahme der Kerndichte ergibt sich für Star und Wellensittich. Sie fällt hauptsächlich in die Wachstumsperiode (A) des Füllgewebes. Dann tritt eine Verlangsamung ein, sodass nach bereits fortgeschrittener Granulasekretion (B) die Kerndichte mehr oder weniger konstant bleibt. Beim Wellensittich zeigt sich eine neue, nur unbedeutende Zunahme in der Kerndichte, was offenbar auf Schrumpfungserscheinungen im Füllgewebe zurückzuführen ist.

Wachtel und Alpensegler weisen insofern eine Ähnlichkeit auf, als bei beiden die Kurven zunächst abfallen, dann aber schon zu Beginn der Granulaphase (B) ihren Verlauf ändern, wobei für den Alpensegler ein „Plateau", für die Wachtel dagegen ein neuer, beträchtlicher Anstieg der Kerndichte charakteristisch ist. Bei der letzten fallen sehr wahrscheinlich die Gewebeschrumpfungen sehr stark ins Gewicht.

Der Abfall der Kurven in der letzten Periode ist durch die eigentliche Auflösung des Füllgewebes bedingt.

Aus diesen Vergleichen ergibt sich für Arten mit verschiedenem Ontogenesemodus und abweichender Brutdauer eine gleiche relative Dauer des Nasenverschlusses sowie eine übereinstimmende Eingliederung der damit verbundenen Prozesse in die Embryonalperiode.

Der Verlauf des Abbauprozesses ist bei den untersuchten Arten verschieden. Star und Wellensittich als ranghohe Formen stimmen relativ gut überein, während die Wachtel als rangniedrige Form ein anderes Verhalten zeigt. Der Alpensegler steht den beiden ersten näher, lässt aber deutliche Anklänge an die Wachtel-Situation erkennen. Das gemeinsame Kennzeichen von Wachtel und Alpensegler besteht in der „Trägheit der Granulaphase" (Vgl. S. 95).

D. Die Natur des Abbauvorganges.

1. *Regionalspezifische Epidermisbildungen.*

Bei den Vögeln ist mit den Gefiederstrukturen eine äusserst komplizierte Möglichkeit der Differenzierung von Epidermismaterial verwirklicht worden. Da das Federkleid den direkten Kontakt mit der Umwelt vermittelt, ist die verdeckte Epidermis zu einem grossen Teil ihrer unmittelbaren Schutzfunktion enthoben. Entsprechend findet man an befiederten Stellen eine nur schwach entwickelte Epidermis, während an unbefiederten, starker Beanspruchung ausgesetzten Körperteilen meist vielschichtige Epidermisdecken, eventuell sogar mächtige Hornmäntel vorkommen. Das letztere ist der Fall am Schnabel und an den Zehenkrallen, wogegen die Beine und Zehen geringere Hornstrukturen in der Gestalt von Schildern und Papillen aufweisen (Lange 1931).

Für das Verständnis der histogenetischen Vorgänge in der embryonalen Epidermis sollte über das Endziel des Differenzierungsprozesses Klarheit herrschen, d.h. die für eine gegebene Körperstelle typische Integumentstruktur muss in ihrem definitiven Zustande bekannt sein. Dann können wir den Sonderbildungen der Epidermis eigene Differenzierungswege zuweisen, deren Vergleich für die „morphologische Wertigkeit" der definitiven Strukturen bedeutungsvoll ist.

Die Anlagen von Oberschnabel und Zehenkrallen sind durch früh embryonal erscheinende Epidermisverdickungen ausgezeichnet, während die übrige Körperdecke zur gleichen Zeit den zweischichtigen Zustand noch kaum überschritten hat. Solche früh auftretende Entwicklungsunterschiede gilt es bei einem Vergleich der Histogenese von Epidermisstrukturen zu beachten.

Das Verschlussgewebe in den äusseren Nasenöffnungen eignet sich nun vorzüglich, um die ersten epidermalen Schichten in ihrem Schicksal zu verfolgen. Die im Verlaufe der Histogenese beobachtete Granulasekretion deckt sich mit Erscheinungen, die für die sog. „Epitrichialschicht" des embryonalen Vogelinteguments verschiedentlich beschrieben wurden. Wir müssen uns daher mit dieser besonderen Epidermisstruktur beschäftigen.

2. *Die Frage des Periderms bei Vögeln.*

Das Periderm als ontogenetisch auftretende Epidermisschicht ist vielfach bei Untersuchungen über die Entwicklung von Integumentgebilden beschrieben worden (Kerbert 1877, Jeffries 1883, Gardiner 1885, Rosenstadt 1897, Lewin 1903, Krause 1906, Branca 1907, Bartels 1944). Bei diesen Autoren findet man weder übereinstimmende Ansichten über die Ausdehnung noch klare Darstellungen der Histogenese dieses transitorischen Epidermisanteils.

Dies hängt offenbar damit zusammen, dass selbst Welcker (1866), welcher das „Epitrichium" an Embryonen von *Bradypus tridactylus* L. und anderen Säugetieren erstmals erwähnt hat, diesen Begriff in sehr weiten Grenzen gebrauchte. Massgebend ist die Lage dieser Schicht epidermoider Zellen über den hervorspriessenden Haaren, während die histologischen Merkmale weniger hervorgehoben werden.

In der Folge wurden auch „Epitrichialbildungen" und damit verbundene Häutungsphänomene bei Vogelembryonen beschrieben. Die eingangs erwähnten Kontroversen bezüglich dieser Schicht liegen darin begründet, dass in den meisten Fällen nur bestimmte Epidermalbildungen (Schnabel, Eizahn, Körperhaut) beachtet wurden. Die Diskrepanz in der Nomenklatur geht aus Tab. 2 hervor, in welcher die Bezeichnungen für die obersten Schichten der embryonalen Vogelepidermis zusammengestellt sind.

Die Nomenklatur lässt sich weitgehend vereinfachen, wenn wir von phylogenetischen Erwägungen absehen und die Entwicklungsgeschichte der Epidermis als Ausgangspunkt wählen. Wir bezeichnen daher alle über den definitiv verhornenden Epidermisschichten gelegenen

Tabelle 2.

Bezeichnungen für die obersten Zellschichten der embryonalen Epidermis.

Äusserste Zellschicht (Epiblast ?) meist mit Granula	untere Zellschichten Zahl verschieden immer mit Granula	Autor
Epitrichialschicht	Granulaschicht	Kerbert (1877)
Epitrichial Layer	Granular Layer	Jeffries (1883)
Epitrichium	Körnerschicht	Gardiner (1885)
Teloderm, Supra-epithelschicht	Granulaschicht	Mehnert (1896)
flache Schicht	Körnerschicht	Rosenstadt (1896)
Epitrichium (Kennzeichen : Granulazellen)		
Periderm	Körnerschicht	Krause (1906)
Couche superficielle	Couche granuleuse	Branca (1907)
Epitrichium		
Epitrichium (Kennzeichen : embr. Abstossung)		Lewin (1908)

Zellen als Periderm. (Der Begriff des „Epitrichiums" ist nur dann sinnvoll, wenn die Epidermis Haare bildet.) Das Periderm umfasst demnach bei Vögeln den obersten Teil der embryonalen Epidermis, der keinen typischen Verhornungsvorgang, dafür einen besonderen Reduktionsprozess zeigt. Schreitet der Reduktionsvorgang nicht bis zur Auflösung der Peridermzellen fort, was an Stellen mit starker Hornbildung vorkommen kann, so lösen sich ganze Zellkomplexe ab. Diese Erscheinungen wären dann als Häutungen zu bezeichnen. Weiter messen wir der begrifflichen Sonderung der äussersten Schicht der embryonalen Epidermis (= „Epitrichialschicht" der älteren Autoren) keine besondere Bedeutung bei, da die abgeflachte Form der Zellen sicher auf ihre periphere Lage zurückgeführt werden muss und nicht eine besondere Differenzierungsstufe darstellt. Die gleiche Schicht zeigt in den meisten Fällen auch deutliche Granula, welche dann in den tiefer-

liegenden Schichten des Periderms (= „Granulaschicht“ der älteren Autoren) immer nachweisbar sind. Je nach der Zahl der gebildeten Epidermiszellen kann die Dicke des Periderms verschiedene Ausmasse annehmen. Bei Vögeln finden sich an der Spitze des Oberschnabels, den Zehenkrallen und im Vorhof des Riechorganes besonders ausgedehnte Peridermbildungen. Die gleichen Stellen zeigen auch früh embryonal verdickte Epidermisschichten, sodass wir das Periderm als deren Differenzierungsprodukt auffassen müssen.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, unter welchen Umständen bei Vögeln Anzeichen einer embryonalen Häutung vorkommen können. An unsern Embryonalserien wurde die Ablösung eines zusammenhängenden Periderms nie festgestellt, wie dies für viele Säugerembryonen charakteristisch ist.

Diese embryonalen Häutungserscheinungen solchen der squamaten Reptilien gleichzusetzen (Krause 1906), scheint uns nicht zulässig, da es sich eher um äusserlich übereinstimmende Vorgänge handelt, denen aber verschiedene Mechanismen zugrunde liegen.

Der oben erwähnten Auffassung entspricht es auch, dass das Periderm bei Vögeln als phylogenetisches Merkmal gewertet wird („Reliktbildung“ Jeffries 1883, „phylogenetisches Organ“ Rosenstadt 1897). Andere, so Gardiner (1885) und Studnička (1909 Säuger), betrachten diese Schicht als eine embryonale Vorstufe der Hornschicht, da die Peridermzellen noch nicht fähig sind, echte Verhornungsstrukturen zu liefern. Wir schliessen uns dieser Auffassung an, da sie sich an der Histogenese der Integumentgebilde ohne weiteres verifizieren lässt.

3. *Die Natur des Abbauvorganges im Füllgewebe.*

Aus der für das Periderm gegebenen Definition lässt sich unschwer ableiten, dass das Füllgewebe im Vorhof des Riechorganes bei Vogelembryonen diesem gleichzusetzen ist; denn es entsteht aus den ersten epidermalen Zellgenerationen, topographisch liegt es unmittelbar über der sich bildenden Hornschicht (Stratum corneum) und es zeigt im Laufe seiner Entwicklung eine starke Granulaproduktion. Für die Histogenese des Periderms können wir daher auf die für das Füllgewebe gegebene Darstellung

verweisen (S. 37 ff.). In diesem Abschnitt müssen wir die Abbauphänomene präzisieren, damit wir sie mit den Erscheinungen der Verhornung vergleichen können. Daraus ergibt sich dann die Wertung der Peridermbildung.

Bekanntlich äussert sich der Reduktionsvorgang im Füllgewebe zunächst in einer intrazellulären Sekretion von Granula. Offenbar handelt es sich dabei um eine Entmischung von Protoplasmabestandteilen. Die Granulabildung schreitet fort, bis das gesamte körnige Protoplasma abgebaut und in grosse Schollen übergeführt ist.

Die Untersuchung der Granula ergibt, dass diese schon in der lebenden Zelle vorgebildet sind und nicht zufällige, durch die Fixierung provozierte Artefakte darstellen. Dieser Tatbestand geht hervor aus Supravitalfärbungen, die an Peridermstücken der Oberschnabelspitze (Star 10. e Tag) mit Methylenblau, Neutralrot (basisch) und Trypanblau (sauer) vorgenommen wurden. Diese Färbungsversuche liessen zudem erkennen, dass die Zellwände und die Kerne sich eher mit basischen, die Granula dagegen leichter mit sauren Farbstoffen darstellen lassen. Aus der vitalen Färbbarkeit der Kerne müssen wir schliessen, dass diese ihre normale Reaktion (nicht färbbar) verloren haben.

Ausserdem wurde versucht, die Granula mittels histochemischer Reaktionen zu identifizieren. Wir untersuchten Schnitte vom Wellensittich (13. e Tag = maximales Granulastadium) nach der von Waldeyer (1882) eingeführten Methode zum Nachweis von Keratohyalinsubstanz und erhielten die nachstehenden Resultate:

a) *Kontrolle:*
Schnitt unbehandelt, Färbung Fe-Hämatoxylin — Füllgewebe mit zahlreichen Granula

b) *Säureversuch:* HCl Zimmertemperatur ca. 18° C
1 n HCl 2—4 h Einwirkung ..... ohne grosse Veränderungen
5,2 n „ 4 „ „ ..... Granula unverändert.
Resultat: konzentrierte Säure verändert Granula nicht.

c) *Laugenversuch:* KOH Zimmertemperatur ca. 18° C
1 n KOH kurze Zeit ..... Schnitte vollkommen aufgelöst

1/10 n KOH ½ h Einwirkung ..... Granula verschieden gross, dunkle und helle, Quellung ?
1/10 n „ 1 h „ ..... Granula im allgemeinen gleichmässig gefärbt, Quellung ?
1/10 n „ 2 h „ ..... wie oben.

Resultat: Schwache KOH löst die Granula nicht mehr, es zeigen sich höchstens Quellungserscheinungen.

d) *Verdauungsversuch:* Pepsin-HCl-Extrakt Thermostattemperatur 38° C

Pepsin-HCl ½ h Einwirkung ..... Granula überall vollkommen gelöst, Kerne und Membranen erhalten
„ „ 1 h „ ..... Granula gelöst, einzelne Zellen mit Netzstrukturen
„ „ 1½ h „ ..... Granula als feine Körnchen, letzte Reste
„ „ 3½ h „ ..... Zellen des Füllgewebes mit starken Membranen, Granula gelöst
„ „ 4 h „ ..... Granula gelöst, Kerne Degenerationsformen

Resultat: Pepsin-HCl-Extrakt löst die Granula relativ rasch, ohne aber die Zellwände abzubauen.

Auf Grund dieser Ergebnisse dürfen wir die im Füllgewebe (Periderm) erscheinenden Granula eindeutig in die Klasse von Substanzen, die Waldeyer (1882) als Keratohyalin bezeichnet hat, einordnen. Obwohl über die chemische Zusammensetzung dieser Stoffe, die auch in der reifen Epidermis von Reptilien und Säugetieren anzutreffen sind, noch keine Klarheit besteht, können wir sie doch nach ihrem Verhalten sicher als nicht fettartig, dafür aber als Eiweisskörper ansprechen.

Die Granulationen bleiben nicht erhalten, sondern unterliegen im Verlaufe der Entwicklung des Füllgewebes der Auflösung (S. 40, 51). Der Umschlag zur Verflüssigung, der anscheinend ziemlich rasch erfolgt, ist daran zu erkennen, dass die Granula sehr gross werden (Quellung) und ihre ursprüngliche Reaktion gegenüber Farbstoffen verlieren, sodass sich der homogene Zellinhalt ganz anders färbt (Tab. 3).

Aus Tab. 3 lesen wir ab, dass sich die Verquellung der Granula bei verschiedenen Färbemethoden deutlich zu erkennen gibt. Wie

Tabelle 3.

Die Farbreaktionen der Granula während der Verquellung bei verschiedenen Färbungen.

Zustand der Granula	Prenant		Azan	Mann
	normal	enthornt		
Granula maximal	rot-karmin *(Eosin)*	hellviolett-rotviolett *(Fe-Hämat.)*	rot *(Azokarmin)*	rot *(Eosin)*
Granula verquellend	blass-rosa *(Eosin)*	hellviolettgrau *(Fe-Hämat.–Lichtgrün)*	blass rot *(Azokarmin)*	hell-lila *(Methylblau-Eosin)*
Zellen hyalin	grün *(Lichtgrün)*	dunkelviolett grün *(Fe-Hämat.–Lichtgrün)*	blau *(Anilinblau)*	blau *(Methylblau)*

weit sich dabei ihre chemische Konstitution ändert, kann aus dem Umschlag im Verhalten gegenüber Farbstoffen nicht geschlossen werden. In der Abnahme der Viskosität, die bei dem Quellungsvorgang zu beobachten ist, haben wir ein Indiz für ablaufende fermentative Spaltungen.

Bei diesen Vorgängen erweisen sich die Kerne als resistent, d. h. sie unterliegen einem eigenen Degenerationsprozess. Sie schrumpfen allmählich ein, verlieren ihre typische Binnenstruktur und erscheinen schliesslich als Chromatinbrocken in den Zellen. Die Reduktion des Füllgewebes verläuft also in entgegengesetztem Sinne zum Differenzierungsgeschehen, da zuerst das körnige Protoplasma, dann die Granula und schliesslich die Zellwände abgebaut werden.

Offenbar liegt hier ein Fall von physiologischer Gewebereduktion vor. Von Wirbeltieren sind bisher derartige Phänomene an Amphibienlarven im Zusammenhang mit Metamorphosestudien beschrieben worden. Looss (1889) hebt als wichtiges Prinzip dieser physiologischen Reduktionsvorgänge hervor, dass im Falle der Wirbeltiere nicht Phagocyten die Hauptrolle spielen, sondern vielmehr die Körperflüssigkeit dazu befähigt ist, Zellbestandteile aufzulösen. Allerdings lässt er die Möglichkeit offen, dass unverdauliche Reste durch Phagocyten dem Stoffwechsel wieder zuge-

führt werden können. Im Falle des Füllgewebes werden die entstehenden Abbaustoffe wohl kaum wieder für den Aufbau verwendet; denn infolge der zunehmenden Verhornung des Vorhofsepithels wird die Zirkulation des Saftstromes in den Interzellularspalten erschwert. Die dicht aneinanderliegenden Hornlamellen bilden eine Schranke, welche die Kommunikation mit den Interzellularlücken der tiefern Schichten der Epidermis und des Bindegewebes verhindert. Die Zerfallsprodukte müssen demnach in die noch vorhandene Amnionsflüssigkeit übergehen und werden sehr wahrscheinlich mit dieser resorbiert. An Stellen intensiver Verhornung (z. B. seitlicher Rand des Oberschnabels) kann es vorkommen, dass die Peridermzellen im Verband vor ihrer vollkommenen Auflösung abgestossen werden. Ob solche isolierte Peridermstücke sich in der Amnionsflüssigkeit noch ganz auflösen, entzieht sich unserer Kenntnis.

Dass dieser für Peridermzellen charakteristische Reduktionsvorgang ganz bestimmten Schichten des embryonalen Integuments zugeordnet erscheint, kann den Untersuchungen von Bartels (1944) entnommen werden. Seine Experimente über die morphogenetische Wirkung des Thyroxins auf die embryonale Körperbedeckung bei Vögeln ergeben, dass das Differenzierungsgeschehen nur dann beeinflusst werden kann, wenn die einzelnen Integumentbezirke ihre Reaktionsbereitschaft gegenüber Thyroxin erlangt haben. Die Reaktion auf einen überschwelligen Thyroxinreiz äussert sich in der beschleunigten Entstehung der typischen Integumentstruktur, wobei Periderm- und Epidermisanteil immer im normalen Schichtenverhältnis gebildet werden. Das Thyroxin bestimmt also nicht über Periderm- oder Epidermisentwicklung, sondern es vermag allein, die für beide typischen Differenzierungsprozesse in bestimmten Grenzen zu beschleunigen.

Die Entscheidung über die Entwicklungsrichtungen (Periderm-Epidermis) des embryonalen Integuments dürfte sehr früh erfolgen, und zwar beim Entstehen der einzelnen Zellgenerationen. Diese Hypothese lässt sich indirekt aus der Histogenese des Füllgewebes beweisen. Wir stellten fest, dass die ersten Schichten des Integuments, mit Ausnahme der Basalschicht, später Peridermstrukturen ergeben, während die später entstandenen Zellen (= Abkömmlinge der Basalschicht) die definitive Epidermis aufbauen (Vgl. S. 43).

Somit leiten wir ab, dass die Differenzierung im Sinne von Periderm oder definitiver Epidermis Grundeigenschaften (Potenzen) zeitlich einander folgender Integumentgenerationen darstellen.

Die Hornschicht (Stratum corneum) der definitiven Epidermis ergibt sich aus einem anderen, von der Peridermentwicklung abweichenden Differenzierungsgeschehen, für welches die Verhornung der Zellen typisch ist. An einer bestimmten Körperstelle beginnt die Verhornung erst, wenn die peripheren Peridermzellen bereits stark mit Keratohyalinkörnern besetzt sind. Die Eigenschaft zu verhornen, muss als ein Kennzeichen von spätern Zellgenerationen des embryonalen Integuments angesehen werden. Wir verweisen nochmals auf die Entwicklung der Vorhofsepithels, das erst später angelegt wird und dessen Verhornung im Vergleich zum Schnabel weniger intensiv ist, aber keine prinzipiellen Unterschiede erkennen lässt.

Nach Branca (1907) verhornen zunächst die Tonofibrillen (= Differenzierungsprodukte des Protoplasmas), dann die Interfibrillärsubstanz und schliesslich die Zellwände. Die Zellkerne bleiben, wenn sie auch schrumpfen, erhalten. Bei Vögeln findet sich in der Epidermis normalerweise keine Granulaschicht (Stratum granulosum im engern Sinne), die als Vorstufe der Hornschicht betrachtet werden könnte (Lange 1931). Damit scheint für die Verhornung die keratohyalinführende Schicht nicht eine notwendige Voraussetzung zu sein. Dieser Weg der Epidermisentwicklung stellt bei Vögeln die Norm dar; die dabei auftretende Art der Verhornung bezeichnet Branca (1907) als sekundär.

Die Eischwiele als transitorisches Integument zeigt nach Branca (1907) eine besondere Modifikation der Verhornung, welche als primäre bezeichnet wird. Prinzipiell sind keine Unterschiede gegenüber der sekundären zu verzeichnen, nur dass der Verhornungsprozess in der Eischwiele unregelmässiger und selbst in den einzelnen Zellen nicht gleichmässig abläuft.

Im Laufe der Entwicklung sondert sich das embryonale Integument der Vögel in zwei morphologisch verschiedene Teile, nämlich in Periderm und definitive Epidermis. Der Reduktionsvorgang des peridermalen Füllgewebes und die Verhornungserscheinungen der Epidermis können nun miteinander in Beziehung

gesetzt werden, wenn auch in beiden Fällen ganz verschiedene Strukturen zustande kommen.

Nach Biedermann (1926) darf aus den bisherigen Untersuchungen über den Verhornungsprozess bei Wirbeltieren geschlossen werden, dass sich Keratin stets in Form von Fibrillen (geformtes Sekret) differenziert, während das übrig bleibende Protoplasma unter Bildung von Keratohyalin „degeneriert".

Im Falle der Vögel enthalten die Peridermzellen keine Tonofibrillen, d. h. ihr gesamtes Protoplasma entspricht der Interfibrillärsubstanz der eigentlichen Epidermiszellen. Die starke Keratohyalinproduktion der Peridermschicht lässt sich aus dieser Tatsache verstehen. Das Fehlen der Keratohyalinsubstanz in den Intermediärzellen der Epidermis wäre damit zu begründen, dass hier das gesamte Protoplasma in Fibrillen übergeführt wird. Eine in dieser Hinsicht extreme Situation zeigt die Entwicklung der Eischwiele, wo schon sehr früh zahlreiche Fibrillen entstehen (Branca 1907). Ein ähnliches Verhalten zeigen diejenigen Zellen, welche den Rand der äusseren Nasenöffnung bilden. Auch bei der weniger intensiven Verhornung des Vorhofsepithels werden die Zellen in homogene Hornlamellen übergeführt, ohne dass eine keratohyalinhaltige Zwischenstufe auftritt.

Wenn wir die Formulierung von Biedermann (1926) annehmen, so ergibt sich, dass beim Fehlen von Tonofibrillen die Voraussetzungen für eine normale Verhornung fehlen, d. h. es muss eine Peridermstruktur mit intensiver Keratohyalinsekretion entstehen. Die tonofibrillenhaltigen Zellen des Integuments ermöglichen eine Verhornung, wobei im Extrem (fehlende Interfibrillärsubstanz) gar kein Keratohyalin gebildet wird.

Dass Keratohyalinsekretion und Verhornung einfach die Folge schlechter Ernährungsverhältnisse im Gewebe darstellen (Apolant 1901, Säugetiere), ist kaum anzunehmen. Dadurch wären die komplizierten Funktionsstrukturen, wie sie die Horngebilde darstellen, in ihrer Genese weitgehend von äusseren Bedingungen abhängig. Diese Vorgänge sollten eher als Begleiterscheinungen verschiedener Differenzierungsmöglichkeiten bezeichnet werden.

Alle unsere Beobachtungen deuten darauf hin, dass Periderm- und Epidermisstrukturen auf Grund gesetzmässig geordneter Differenzierungs-

vorgänge entstehen. Beide stellen verschiedene Realisationsstufen von embryonalem Epidermismaterial dar, wobei wir beachten, dass das Periderm dem feuchten Milieu (Embryonalphase) und die definitive Epidermis dem Leben in Luft zugeordnet sind. Somit kommt dem Periderm eine nur geringe, der Epidermis und ihren Anhangsgebilden hingegen eine bedeutende Schutzfunktion zu.

In der Embryonalperiode unterscheiden wir die folgende Sukzession von Integumenttypen :

1. Primäre Differenzierungsstufe = Periderm.

Diese Schichten gehen aus den ersten Zellgenerationen des Integuments hervor. Die Zellen verhornen nicht und zeigen einen besonderen Reduktionsvorgang, welcher mit einer starken Keratohyalinsekretion eingeleitet wird. Dieses transitorische Integument wird nach dem Verlust nicht mehr ersetzt.

2. Abgeleitete Differenzierungsstufen : Verhorntes Integument.

a) *Intermediäre Stufe = Eischwiele.*

Die Elemente des Hornkegels entstehen später als diejenigen des Periderms. Die intensive Fibrillenbildung in den Zellen führt zu einer totalen Verhornung, die aber nur unregelmässig und zögernd verläuft (= 1. Verhornung Branca 1907). Als transitorisches Integument ist die Eischwiele funktionell dem Schlüpfakt zugeordnet.

b) *Sekundäre Stufe = Epidermis mit Anhangsgebilden.*

Ihre Grundlage bilden die spätern Zellgenerationen, die unmittelbar der Basalschicht aufliegen. Die Zellen verhornen gleichmässig und relativ rasch (= 2. Verhornung Branca 1907). Die Körperdecke kann sehr verschiedenen Funktionen dienen, typisch ist ihre Fähigkeit zur physiologischen Regeneration.

4. *Die Bedeutung des acellulären Initialzustandes des Füllgewebes.*

Der Frühzustand des epidermalen Füllgewebes stimmt weitgehend mit demjenigen eines Symplasmas überein (Abb. 6, 14). Die gleichartigen Kerne sind von einer locker gebauten Grundsubstanz umgeben, die ohne Zweifel den Charakter eines

Protoplasmas im Sinne von HEIDENHAIN (1907) aufweist. Bekanntlich setzen an diesem homogenen epidermalen Füllstrang die ersten Differenzierungserscheinungen in der Form von Zellbildung ein. Die Zellgrenzen entstehen sehr wahrscheinlich aus dem ursprünglich homogenen Protoplasma. Das Auftreten von Blasenzellen, wie sie für späte Zustände des Füllgewebes charakteristisch sind, deutet darauf hin, dass die Zellwände fähig sind zu wachsen. Sie müssen als metaplasmatische Bildungen im Sinne von HEIDENHAIN aufgefasst werden. Der Vorgang der Zellbildung scheint in irgend einer Weise mit den Kernen verknüpft zu sein; denn es werden nie mehrkernige Plasmabezirke abgetrennt, und in der Zone der Basalkerne tritt dieses Phänomen in einer modifizierten Weise, zeitlich später auf (Histogenese des Vorhofsepithels).

In seiner Kritik der „Bausteinlehre", resp. der „Zellenlehre", welche morphologisch und physiologisch individualisierte Bezirke (Zellen) als Ausgangszustände für den Metazoenkörper oder dessen Gewebekomplexe postuliert, weist HEIDENHAIN (1907) mit Nachdruck auf das primäre Vorkommen von Symplasmen in der Histogenese von Metazoen hin. Diese Tatsache sowie die Existenz von Zellverbindungen (Interzellularbrücken) widersprechen in jedem Falle den Postulaten der „Zellenlehre". Wir können den von HEIDENHAIN (1907) zitierten Beispielen primär vorkommender Symplasmen in der Histogenese der Herzmuskulatur und des Knorpels bei Wirbeltieren aus den gleichen Erwägungen die Frühentwicklung des Füllgewebes im Vestibulum der Vögel an die Seite stellen.

Wir vermuten in diesem Weg der Histogenese, bei welchem ausgehend von einem Symplasma ein mehr oder weniger ausgeprägt zellulär gegliedertes Gewebe aufgebaut wird, die Auswirkung eines generellen Differenzierungsprinzips. Auch die frühesten Entwicklungsabläufe von Wirbellosen und Wirbeltieren zeigen entsprechende Situationen. Wir erinnern an die syncytiale Delamination bei gewissen *Coelenteraten*, die superficielle Furchung bei *Insecten* (Blastodermbildung) sowie an die discoidale Furchung bei *Teleostiern (Salmo)*.

HEIDENHAIN (1907) sieht in dem Vorgang der Zellbildung eine der wichtigsten Voraussetzungen für die Heranbildung höherer Formzustände. Dies scheint in vielen Fällen zuzutreffen. Wir weisen

aber darauf hin, dass das Füllgewebe im Vorhof der Vögel ausgesprochen transitorischen Charakter hat und infolgedessen für komplexere Strukturbildung bedeutungslos ist. Vielleicht ist die Zellbildung im Füllgewebe aufzufassen als die Realisation von Potenzen, die für embryonales Epidermismaterial typisch sind.

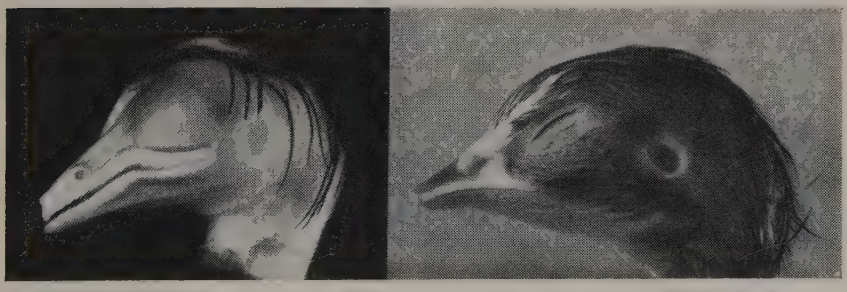
II. DIE „AMNIOTISCHEN VERSCHLÜSSE" IN DER ONTOGENESE RANGHOHER VÖGEL

1. *Entstehung und Struktur der „amniotischen Verschlüsse".*

Das Auftreten solcher Verschlussmechanismen in der Ontogenese ranghoher Vögel wurde von Portmann (1938 *a*, 1939, 1942) beschrieben. Hier haben wir uns mit den strukturellen Grundlagen, auf denen der Verschluss von Auge und Ohr sowie die Versenkung der Federanlagen beruhen, zu befassen. Von besonderer Bedeutung erscheint dabei der Zeitpunkt, in welchem die erwähnten Bildungen zustande kommen.

Wenn wir Star und Wachtel im frisch geschlüpften Zustande vergleichen, so erkennen wir mit aller Deutlichkeit den Unterschied zwischen diesen beiden Jugendgestalten (Abb. 23).

Die „Nacktheit" des Staren ist eine Folge der Versenkung der Federanlagen unter die Haut. Von diesem Prozess bleiben ganz bestimmte Gruppen von Federkeimen unberührt und wachsen zu den



A Abb. 23. B

Vergleich von Star und Wachtel am Schlüpftag.
Köpfe von fixierten Exemplaren (Ca. 2,5: 1). Man beachte den Zustand des Gefieders, die Augen-, Ohr- und Nasenregion.

sog. Nestlingsdunen aus (siehe Scheitelzone in Abb. 23 A). Die Lidränder berühren sich innig, und auch die Mündung des äusseren Gehörganges wird in ähnlicher Weise durch das Entgegenwachsen zweier Hautfalten verschlossen. Diese epidermalen Wucherungen bewirken, dass die noch nicht ausdifferenzierten Sinnesorgane den Einflüssen der Umgebung nicht direkt ausgesetzt sind.

Die Wachtel hingegen ist ausgezeichnet durch das völlige Fehlen von solchen „amniotischen Verschlüssen". Alle Federanlagen sind ausgewachsen, und die Mündung des äusseren Gehörganges, die während

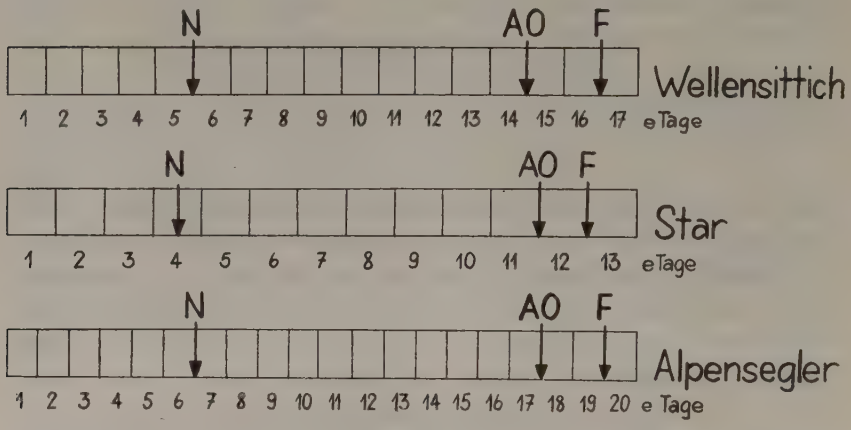


Abb. 24.

Die Entstehung des Nasenverschlusses und der „amniotischen Verschlüsse" in der Embryonalperiode von Wellensittich, Star und Alpensegler.

A = Lidverschluss.
F = Versenkung der Federanlagen.
N = Nasenverschluss.
O = Ohrverschluss.

des Embryonallebens nicht verschlossen wird, steht weit offen. Auf dem Bilde erscheinen die Augenlider geschlossen als Folge der Fixierung. Indessen erkennt man an der klaffenden Lidspalte, dass hier keine Verklebung zustande gekommen ist (Abb. 23 B).

Prüfen wir bei Arten mit verschiedener Brutdauer, wann die „amniotischen Verschlüsse" im Embryonalleben auftreten, so zeigt es sich, dass sie beim Staren, dem Wellensittich und dem Alpensegler übereinstimmend gegen das Ende der Brutzeit gebildet werden (Abb. 24). Auge und Ohr werden ungefähr gleichzeitig verschlossen, während die letzten Federanlagen erst einige Zeit später vollkommen unter der Haut versenkt sind. Es muss hervorgehoben werden, dass in diesem Moment das Füllgewebe im Nasenvorhof schon stark in Reduktion begriffen ist.

Die makroskopischen Beobachtungen lassen vermuten, dass diesen spät entstehenden Verschlussbildungen offenbar ein anderer

Mechanismus zugrunde liegt als bei der Verwachsung der äusseren Nasenöffnungen; denn am Ende der Embryonalperiode sollte die Epidermis in ihrem Differenzierungszustand bereits auf die bald erfolgende Luftexposition vorbereitet sein.

Als Beispiele für die Struktur der „amniotischen Verschlüsse" untersuchen wir die Disposition der versenkten Federanlagen bei der Amsel und den Lidverschluss beim Staren am Schlüpftag.

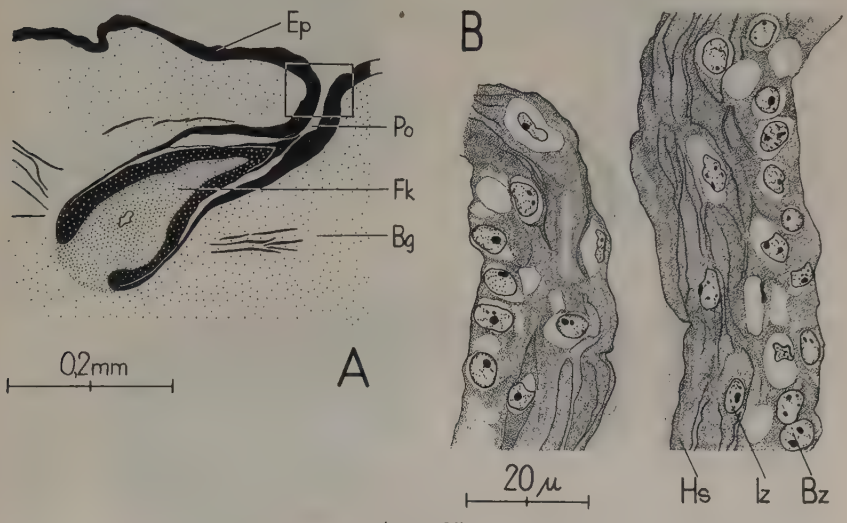


Abb. 25.

Die versenkte Federanlage.
Längsschnitt durch die Rückenhaut einer frischgeschlüpften Amsel (*Turdus merula* L.).
A = Übersicht.
B = Mündung des Porus.

a) *Versenkte Federanlage aus der Rückenhaut:* Amsel Schlüpftag.

Es liegt eine gleiche Disposition vor wie beim Staren: Der noch undifferenzierte Federkeim liegt in einer Epidermistasche geborgen. Von dieser Tasche führt ein feiner Porus nach aussen. Die verhornte Spitze der Federanlage verschliesst diesen Kanal pfropfartig (Abb. 25A).

Die epidermale Wandung des Porus weist hier eine vermehrte Zahl von Zellschichten auf. Ihre histologische Struktur ist gekennzeichnet durch eine aus kubischen Zellen bestehende Basalschicht, deren Kerne vielfach von Hohlräumen umgeben sind. Darüber liegen 2—3 Lagen von Intermediärzellen, während abgeplattete Lamellen der Hornschicht den Abschluss gegen aussen bilden. In den sehr engen Interzellularspalten treten die Interzellularverbindungen kaum hervor.

Zuweilen haften an der Hornschicht noch einzelne Peridermzellen (Abb. 25 B).

b) *Kontaktstelle von Ober- und Unterlid:* Star Schlüpftag.

Die Ränder von Ober- und Unterlid sowie die nach aussen gerichtete Fläche der Nickhautfalte sind merklich verdickt (Abb. 26 A).

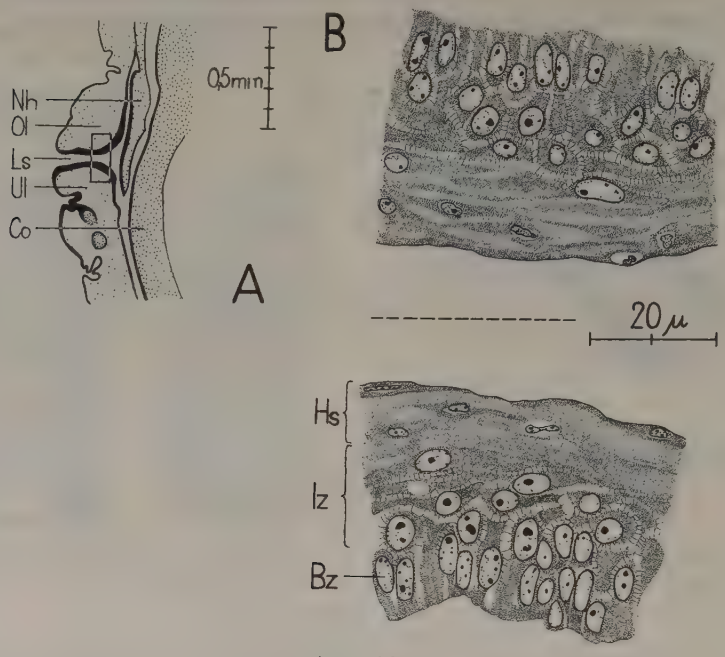


Abb. 26.

Der Lidverschluss.

Sagittalschnitt durch die vordere Augenregion eines frischgeschlüpften Staren.

A = Übersicht.

B = Berührungsstelle zwischen Ober- und Unterlid. (Der grosse Abstand zwischen den Lidern ist durch die Präparation bedingt).

Im histologischen Aufbau der Lidränder erkennt man die chromatinreichen Basalzellen an ihrer länglichen Form. Die oberen Schichten des Stratum profundum zeigen besonders gut ausgeprägte Interzellularbrücken. Gegen aussen ist die Hornschicht mächtig entwickelt, deren einzelne Lamellen nur schwer voneinander zu unterscheiden sind. Manchmal findet man an den Hornschichten, d. h. zwischen den Lidrändern, noch Reste von Peridermzellen. (Der verdickte, nach aussen gerichtete Rand der Nickhaut weist in den Peridermzellen erst jetzt die Granulaphase auf.) Es ist möglich, dass Abbaustoffe der Peridermschicht als „Kittsubstanz" an den Kontaktstellen dienen (Abb. 26 B).

Die „amniotischen Verschlüsse" persistieren eine Zeitlang in der postembryonalen Phase. In der Regel öffnet sich zuerst der äussere Gehörgang, während die Augenlider meist später erst zu funktionieren beginnen. Die Lösungsvorgänge beruhen hauptsächlich auf dem Funktionsbeginn der diesen Sinnesorganen zugeordneten Muskulatur. Dem Abschilfern von Hornschichten kommt dabei nur geringe Bedeutung zu. Der Verschluss der Federanlagen wird hinfällig, wenn sie aus den Bälgen auswachsen.

Die Merkmale der „amniotischen Verschlüsse" können folgendermassen umrissen werden:

A. Sie entstehen spät in der Embryonalperiode durch das Entgegenwachsen von Epidermisschichten. Ist der Kontakt hergestellt, so verhalten sich die Zellen passiv, d. h. sie bilden keine Verwachsung.

B. Diejenigen Bezirke der Epidermis, die zur Verschlussbildung bestimmt sind, zeigen an den Kontaktstellen leichte Verdickungen (vermehrte Zellschichten). Die Verschlussbildung kann in ihrer Wirksamkeit gesteigert werden, indem beim Augenverschluss ein grosser Teil des Augapfels von der stark entwickelten Nickhaut zugedeckt ist oder indem bei der versenkten Federanlage ihre verhornte Spitze den nach aussen mündenden Kanal verschliesst.

C. Diese transitorischen Verschlussmechanismen persistieren in der ersten Zeit des postembryonalen Lebens. Ihre Lösung erfordert keine Abbauprozesse. Sie sind ein Kennzeichen eines sekundären Entwicklungsablaufes.

2. *Vergleich der transitorischen Verschlusseinrichtungen bei Vögeln.*

Während der Embryonalentwicklung können bei Vögeln 2 Arten von epidermalen Verschlussbildungen auftreten:

A. Der embryonale Nasenverschluss: Entsteht früh aus den ersten epidermalen Zellgenerationen. Der Verwachsung folgt ein besonderer Abbauprozess. Dieser Verschluss, dessen funktionelle Bedeutung nicht evident ist, kommt bei allen Vögeln vor = Primäre Verschlussbildung.

B. Die „amniotischen Verschlüsse“ (Auge, Ohr, event. Federanlagen): werden spät gebildet, indem fast ausdifferenzierte Epidermisschichten zur Berührung kommen. Diese Einrichtungen haben eine hohe funktionelle Bedeutung (Schutz nicht ausdifferenzierter Organe). Sie sind auf Formen mit ranghohem Entwicklungsmodus beschränkt.

Im Hinblick auf die Situation bei Säugetieren müssen wir die erwähnten Verschlüsse als intermediäre Bildungen bezeichnen. Obwohl morphologisch nur Verklebungen („Pseudoverschlüsse“) vorliegen, so erweisen sich diese trotzdem als funktionell wirksame Verschlüsse.

Dieser Unterschied ermöglicht es, die Leistungen der Epidermis im Verlauf der Histogenese abzuschätzen. Junge, noch undifferenzierte Epidermisschichten können miteinander verwachsen, wenn sie sich gegenseitig berühren. Mit der fortschreitenden Differenzierung (Zellbildung, Verhornung) geht diese Fähigkeit verloren, sodass sich berührende Hautfalten höchstens miteinander verkleben. Daraus geht klar hervor, dass die Natur des Verschlusses abhängig ist vom Zeitpunkt, in welchem er angelegt wird. Somit dürfen wir die in der Embryonalperiode bei Vögeln erscheinenden Verschlussmechanismen als „Indikatoren“ für Potenzen bestimmter Epidermisbezirke ansprechen.

III. EPIDERMALE VERSCHLÜSSE IN DER EMBRYONALPERIODE VON REPTILIEN UND SÄUGETIEREN

Auf die Existenz eines embryonalen Nasenverschlusses bei Reptilien wird in der Literatur bereits hingewiesen (S. 22), jedoch finden sich nirgends Angaben über den histologischen Aspekt dieser Erscheinungen.

Bei Säugetieren gibt es an verschiedenen Stellen des Körpers epidermale Verschlüsse (Verwachsungen), und zwar immer dort, wo frühzeitig Epidermisschichten miteinander in Berührung kommen; so beim embryonalen Verschluss der äusseren Nasenöffnungen, der Augenlider und der äusseren Teile des Ohres, um nur die bekanntesten Erscheinungen zu nennen. Während ihre

makroskopisch sichtbaren Merkmale in den meisten Fällen bekannt sind, fehlen viele Einzelheiten über die histologische Situation. Vor allem vermissen wir eine Darstellung derselben von einem einheitlichen Standpunkt aus, sodass sich eine Überprüfung dieser Erscheinungen aufdrängt.

Wir gehen von den Tatsachen aus, welche die Untersuchung des embryonalen Nasenverschlusses bei Vögeln ergeben hat. Ob das Verschlussgewebe in den zu prüfenden Fällen eine Sonderentwicklung durchläuft, lässt sich erst dann entscheiden, wenn wir über die Histogenese der arttypischen Epidermis Bescheid wissen. Besonderen Wert legen wir auf den Vergleich der Füllgewebeentwicklung mit den Erscheinungen der Verhornung in der Epidermis.

Im Folgenden haben wir den embryonalen Nasenverschluss für die Reptilien- und Säugerstufe zu untersuchen. Von den für alle Säugerembryonen charakteristischen Verschlüssen greifen wir noch den Lidverschluss als Beispiel eines „amniotischen Verschlusses" heraus.

A. Der Embryonale Nasenverschluss bei der Ringelnatter (*Natrix natrix* L.).

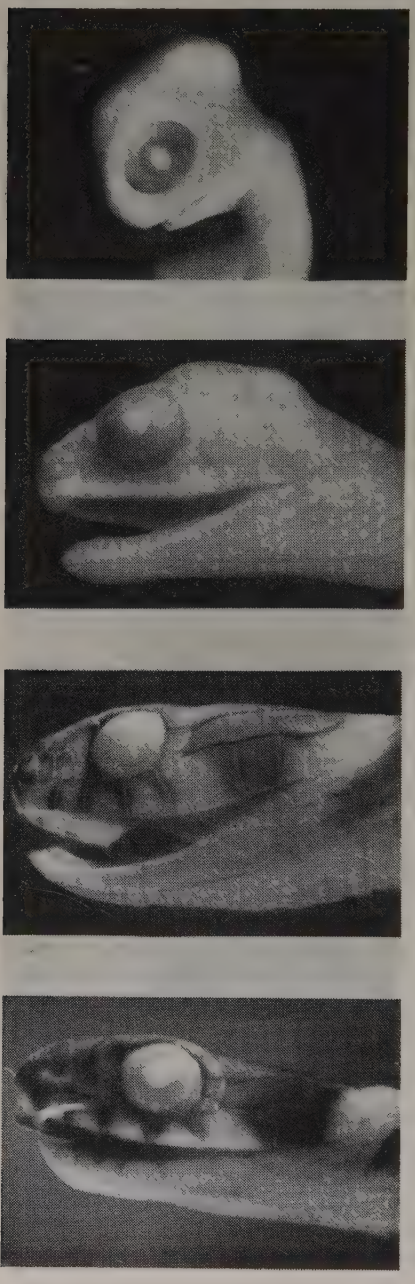
Wir wählen diese Art als Norm für die Reptilienstufe, weil wir durch Zufall in den Besitz einer fast lückenlosen Embryonalserie gelangt sind. Das Integument der *Squamata* zeigt zudem alle reptilientypischen Merkmale, sodass generelle Gesetzmässigkeiten auch hier zum Ausdruck kommen müssen.

1. *Die Morphogenese der äusseren Nasenöffnungen.*

Die Frühentwicklung des Riechorganes bei der Ringelnatter wurde bereits dargestellt (Born 1883). An entsprechend jungen Stadien konnten wir uns davon überzeugen, dass das Vestibulum, das bei den Reptilien erstmals auftritt, bei der Verwachsung der Nasenfortsätze mit dem Oberkieferfortsatz entsteht. Gleichzeitig vollzieht sich die Verschmelzung der epidermalen Bedeckungen, sodass der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen mit ihrer Abtrennung vollendet ist.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung bilden die Nasenöffnungen zunächst kleine, oberhalb der Schnauzenspitze gelegene Vertiefungen (Abb. 27 A). Später nehmen die Ränder mehr oder weniger runde Form an, und in der Mitte der ursprünglichen Vertiefung erhebt sich ein kleiner Höcker, das hervorquellende Füllgewebe (Abb. 27 B). Die Pfropfbildung wird sehr auffällig, wenn die Kopfschilder um die äusseren

Nasenöffnungen herum pigmenthaltig sind. Dann hebt sich der helle Epithelpfropf deutlich von der dunkeln Umgebung ab (Abb. 27 C). Gegen das Ende der Brutzeit löst sich vom Körper das Periderm als feine, durchsichtige oft irisierende Haut ab. In diesem Zeitpunkt zieht sich der Füllgewebepfropf ein wenig zusammen; er füllt die äusseren Nasenöffnungen nicht mehr ganz aus. Am Schlüpftag sind diese in ihrer definitiven Form zu erkennen, da das Füllgewebe bis auf wenige Resten geschwunden ist (Abb. 27 D).



Die makroskopischen Erscheinungen des embryonalen Nasenverschlusses bei der Ringelnatter lassen erkennen, dass es sich dabei um einen auf den Schlüpfmoment ausgerichteten Entwicklungsprozess handelt. Die äusserlich sichtbaren Umwandlungen des Füllgewebes sind relativ gering. Veränderungen desselben fallen erst gegen das Ende der Brut-

Abb. 27.

Äusserlich sichtbare Merkmale des embryonalen Nasenverschlusses bei der Ringelnatter.

A = frühes Stadium, Körper stark eingerollt (4½ Windungen), Nasenöffnungen als kleine Vertiefungen (Ca. 4: 1).
B = Embryo 10,5 cm lang, Nasenöffnungen mit deutlichem Füllgewebepfropf (Ca. 4: 1).
C = Embryo 17,9 cm lang, der helle Nasenpfropf hebt sich deutlich von der pigmentierten Umgebung ab (Ca. 4: 1).
D = Ringelnatter frisch geschlüpft, 19,2 cm lang, in den Nasenöffnungen noch Füllgewebereste (Ca. 4: 1).

zeit in der Art eines Reduktionsvorganges auf. Die Ähnlichkeit mit den bei Vögeln beobachteten Erscheinungen ist unverkennbar.

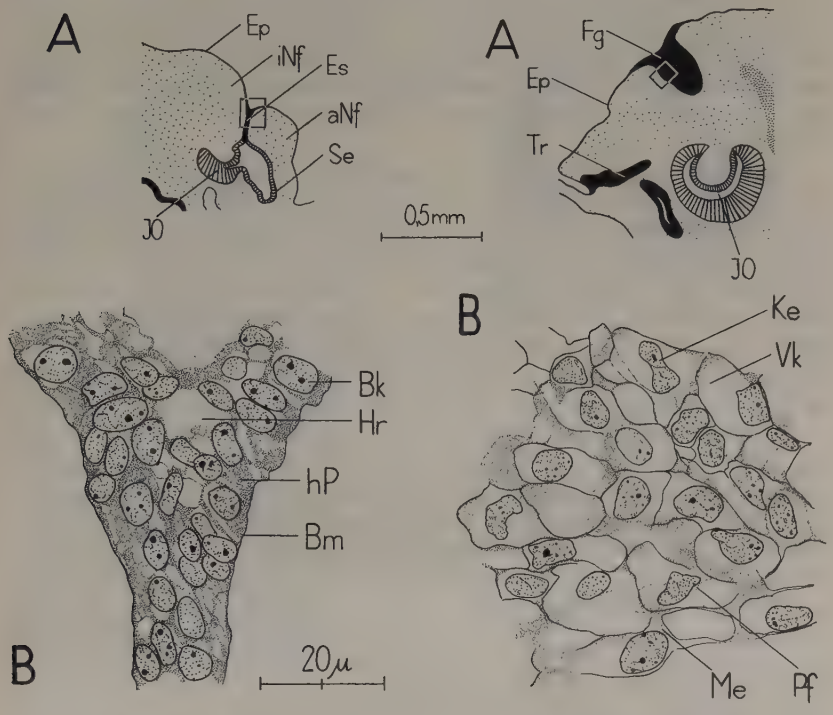
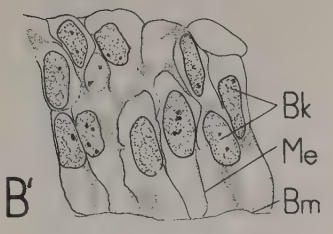


Abb. 28 und 29.

Der Frühzustand des epidermalen Füllgewebes.

links: Ringelnatterembryo vor Eiablage, rechts: Embryo aus frischem Gelege (Körper 4½ Windungen), Frontalschnitt durch den Kopf.

A = Übersichten (Nasenregion).
B = Ausschnitte (Füllgewebe).
B' = Ausschnitt (Randzone).



2. *Die Histogenese des Füllgewebes.*

Obwohl der Nasenverschluss bei der Ringelnatter, entsprechend der ausgedehnten Brutzeit, lange andauert, genügen fünf Stadien, um die typischen Merkmale der Histogenese aufzuzeigen.

Bei einem Embryo, der einem nicht abgelegten Ei entnommen wurde, ist der Oberkieferfortsatz noch nicht mit den Nasenfortsätzen

verwachsen. Trotzdem besteht zwischen den letzteren bereits die epidermale Verwachsungsnaht (Abb. 28 A).

Die verschmolzenen Epidermisschichten sind noch undifferenziert. Das homogene Protoplasma wird von zahlreichen Hohlräumen durchsetzt. Die grossen, uniformen Kerne zeigen ein deutliches Chromatinnetz. Sie unterscheiden sich nicht von denjenigen der freien Epidermisschichten. Ausser einer Basalmembran, welche die Verwachsungsnaht gegen das Bindegewebe abgrenzt, findet man keine Differenzierungsprodukte (Abb. 28 B).

Nach der Bildung der äusseren Nasenöffnung erweitert sich der kurze Vorhof beträchtlich, wobei das Füllgewebe aber stets auf diesen beschränkt bleibt (Abb. 29 A). Dieses besteht aus klar gegeneinander abgegrenzten Zellen von ganz unregelmässiger Form. Die Zellen erscheinen wie leer, denn ausser den Kernen enthalten sie nur feine Protoplasmafasern, die übrigens von angeschnittenen Zellwänden nur schwer zu unterscheiden sind (Abb. 29 B). Auffällige Zylinderzellen mit distal liegenden Kernen bilden die Basalschicht und grenzen so das epidermale Füllgewebe vom Bindegewebe ab (Abb. 29 B').

Später nehmen der Vorhof und die Nasenhöhle ihre definitive Form an. Bei der Erweiterung des Vorhofes wird der gesamte Füllgewebekomplex gedehnt (Abb. 30 A). Die Wände der Füllgewebezellen erscheinen verdickt, während ihre Konturen kaum irgendwelche Veränderungen zeigen. Da die Zellwände einander sehr eng anliegen, erkennt man keine Interzellularspalten und -brücken. Die Kerne sind im Vergleich zu solchen früherer Stadien geschrumpft, haben aber ihre Binnenstruktur nicht verändert. Ihre bevorzugte Lage an den Wandungen oder in den Ecken von Zellen führt vielfach zur Bildung von sog. „Kernnestern" und zwar dann, wenn Kerne von zusammenstossenden Zellen in den benachbarten Ecken gelegen sind. Diese Kernansammlungen erwecken den Eindruck von vielkernigen Zellen, was aber nie zutrifft, da zwischen den einzelnen Kernen stets Zellwände nachgewiesen werden können (Abb. 30 B). Die basalen Zylinderzellen haben ihre regelmässige Anordnung beibehalten. Diese Zellen heben sich als heller Saum deutlich vom Füll- und Bindegewebe ab (Abb. 30 B').

Gegen das Ende der Brutzeit ist die Sonderung in degenerierendes Füllgewebe und definitives Vorhofsepithel bereits vollzogen. Wir beachten die Verbindung zwischen dem geschrumpften Füllgewebekomplex und dem sich von der Körperoberfläche ablösenden Periderm (Abb. 31 A). Die einzelnen Zellen zeigen teils geschrumpfte, teils blasige Konturen, und die Kerne sind gegenüber früheren Stadien kleiner geworden. Während die meisten Kerne eine grobkörnige Binnenstruktur und nur noch eine geringe Färbbarkeit besitzen, findet man vor allem in der Randzone des Füllgewebes Zerfallsformen, die aus einzelnen kleinen Tröpfchen bestehen (Abb. 31 B). Die Zylinderzellen der Basalschicht und ihre Abkömmlinge weisen einen kompakteren Inhalt auf; sie bilden die Anlage des Vorhofsepithels, an welchem eine

Basalschicht und Intermediärschichten unterschieden werden können (Abb. 31 B').

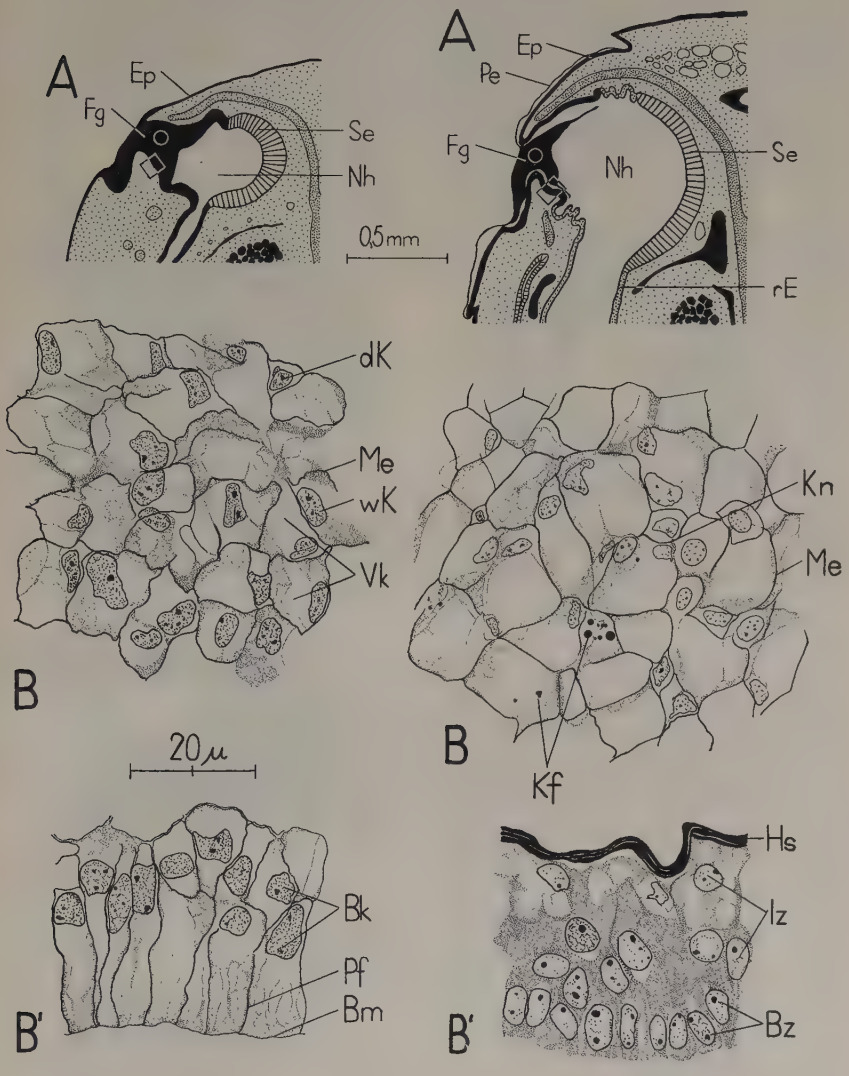


Abb. 30 und 31.

Die Anzeichen des Abbaus im Füllgewebe.
Links: Ringelnatterembryo 8,2 cm lang, rechts Embryo 18,5 cm lang, Frontalschnitt durch den Kopf.

A = Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.
B' = Ausschnitte aus dem Vorhofsepithel.

Im Moment des Schlüpfens findet man im Vorhof an Stelle des zellulären Füllgewebes eine Ansammlung von Gerinnseln, die im grossen und ganzen als strukturlos und schleimartig erscheint (Abb. 32 A). Leider fehlt in unserem Material gerade das wichtige Übergangsstadium zwischen totaler Kernpyknose und beginnender Verschleimung (?), sodass wir diese letzte Etappe nicht eindeutig belegen können.

Bei der genauen Untersuchung dieser schleimartigen Masse erkennt man stellenweise Umrisse, die deutlich an frühere Zellkonturen erinnern.

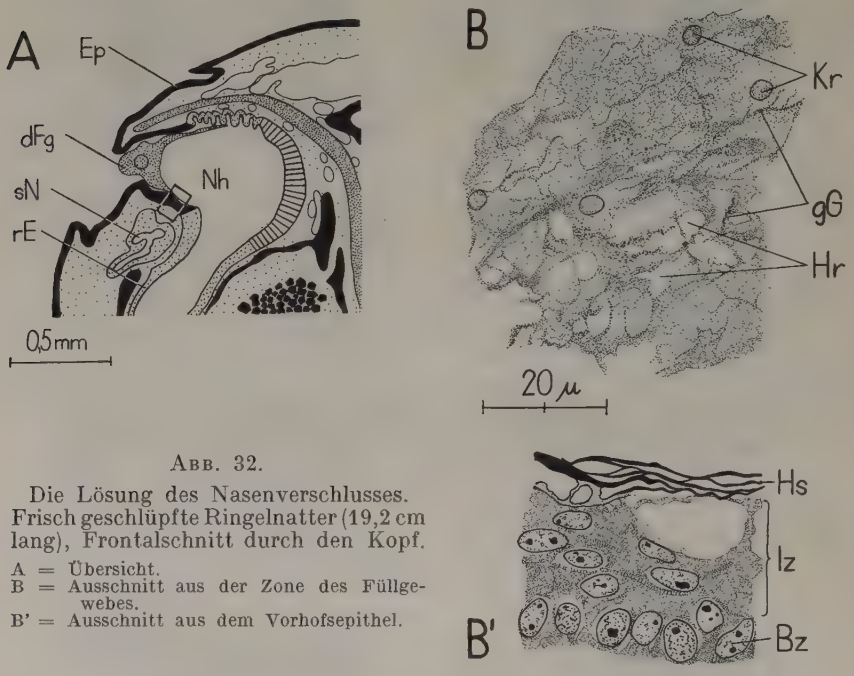


Abb. 32.

Die Lösung des Nasenverschlusses. Frisch geschlüpfte Ringelnatter (19,2 cm lang), Frontalschnitt durch den Kopf.
A = Übersicht.
B = Ausschnitt aus der Zone des Füllgewebes.
B' = Ausschnitt aus dem Vorhofsepithel.

Diese kommen offenbar dadurch zustande, dass sich an den betreffenden Stellen grössere Gerinnsel ansammeln, welche den Verlauf der ursprünglichen Zellkonturen andeuten. Ausserdem findet man Kernreste, die als homogene, schwach färbbare Tropfen in der schleimartigen Substanz verteilt sind (Abb. 32 B).

Das Vorhofsepithel stellt eine definitive Epidermisstruktur dar. Die obersten Lagen dieses geschichteten Plattenepithels sind deutlich verhornt und lösen sich teilweise als Lamellen ab (Abb. 32 B').

Wir betrachten die Schleimpfröpfe als letzte Abbaustufen des Füllgewebes, wobei die folgenden Beobachtungen für uns massgebend sind: Einmal findet sich diese Substanz nur dort, wo in früheren Stadien Füllgewebestrukturen vorkommen. Überdies zeigt der Schleimpfropf

bis auf Einzelheiten die gleichen Konturen wie das Füllgewebe vor der Reduktion. Diese Übereinstimmung ist sicher nicht zufällig, sondern deutet darauf hin, dass der Schleimpfropf eine autochthone Bildung darstellt. Ferner erkennt man in der Gerinnselmasse Strukturen, die mit solchen von Füllgewebezellen übereinstimmen. Die Anwesenheit von Kernresten weist ebenfalls darauf hin, dass vorher das Füllgewebe diese Stelle eingenommen hat. Wenn es sich bei dieser schleimartigen Masse um ein Sekretionsprodukt des respiratorischen Epithels der Haupthöhle handelte, so müssten sich auch in dieser die gleichen Schleimballen nachweisen lassen. Gerade diese, unseres Erachtens wichtige Erscheinung kann nicht beobachtet werden.

Somit glauben wir, auch im Falle der Ringelnatter eine vollkommene Reduktion des Füllgewebes (bis zur Auflösung der Zellen führend) annehmen zu dürfen.

Wir fassen die wichtigsten Erscheinungen in der Entwicklung des Füllgewebes zusammen: Das Füllgewebe stellt primär ein Symplasma dar, in welchem als erste Differenzierungsprodukte des Protoplasmas Zellwände entstehen. Die blasigen Zellen bilden im Innern ein Minimum an Strukturen, und ihre Konturen bleiben weitgehend erhalten. Einzig die Kerne machen auffällige Veränderungen durch, sie werden kleiner (Schrumpfung) und verlieren gegen das Ende der Embryonalperiode ihre Färbbarkeit sowie ihre typische Struktur. Ob der Zerfall von Kernen in einzelne Tröpfchen eine generelle Erscheinung darstellt oder nur sporadisch auftritt, lässt sich aus unserm Material nicht mit Sicherheit entscheiden. Der endgültige Abbau des Füllgewebes dürfte in einer Verschleimung der Zellen bestehen. Eindeutig lässt sich zeigen, dass das Füllgewebe mit dem Periderm in direkter Verbindung steht.

Die Auskleidung des Vestibulums (Zylinderzellen) zeigt in der ersten Phase der Embryonalentwicklung eine grosse Ähnlichkeit mit dem Füllgewebe. Später aber verliert diese Schicht der basalen Zylinderzellen ihre früheren Merkmale und gleicht sich in ihrer Struktur zusehends der äusseren Epidermis (Schuppenoberfläche) an.

3. *Charakteristik des embryonalen Nasenverschlusses für die Reptilienstufe.*

Wir glauben die reptilientypischen Merkmale folgendermassen umreissen zu dürfen, wobei wir es offen lassen, dass weitere Untersuchungen, die den Kreis der *Squamata* überschreiten, Modifikationen dieses Schemas ergeben könnten:

A. Die Dauer des Nasenverschlusses geht parallel mit der Länge der Embryonalperiode. Der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen vollzieht sich während der Verwachsung der Gesichtsfortsätze. Die Reduktion des Füllgewebes ist am Schlüpftag beendet, sodass auch hier der Abbauprozess auf diesen Zeitpunkt hin ausgerichtet erscheint.

B. Die Histogenese des Füllgewebes erweist sich als äusserst arm an Differenzierungsschritten. Im primären Symplasma treten einzig Zellwände auf, wobei das ursprünglich homogene Protoplasma verschwindet. Die Reduktion des Füllgewebes erkennt man an den pyknotischen Kernen, und schliesslich scheint das Füllgewebe zu verschleimen.

C. Das Füllgewebe muss unbedingt den Epidermstrukturen gleichgesetzt werden. Seine Histogenese entspricht derjenigen einer primären (funktionslosen) Integumentstruktur und weicht signifikant ab von der Entwicklung definitiver Epidermisstrukturen mit Verhornung, wie sie das Vorhofsepithel oder die Schuppenoberseite zeigen.

D. Wie bei den Vögeln, so muss auch hier der embryonale Nasenverschluss als eine Folge des für die *Amniota* typischen Bildungsmodus des Vestibulums, resp. des Riechorgans, aufgefasst werden.

B. Embryonale Verschlussbildungen beim Hausschwein (*Sus scrofa domesticus* L.).

1. *Der embryonale Nasenverschluss.*

a) *Äussere Kennzeichen.*

Wie der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen beim Schwein entsteht wurde nicht geprüft, da ganz junge Embryonalstadien nicht erhältlich waren. Es ist aber kaum zu erwarten, dass gegenüber dem am Hausrind festgestellten Verschlussmodus (Wachnitz 1939) prinzipielle Unterschiede vorkommen.

Dass die Epidermisschichten im Gebiete der spätern Nasenöffnungen sehr früh miteinander verschmelzen, leiten wir aus dem Zustand eines Embryos von 2,4 cm Scheitel-Steisslänge ab, bei welchem der Verschluss der Narinen bereits vollzogen ist.

Besonders auffällig erscheint die Verwachsung in den medialen Furchen der äusseren Nasenöffnungen, wo das Füllgewebe kleine Wülste bildet. Dieser Zustand bleibt während geraumer Zeit erhalten, da die formativen Änderungen im Gebiet der Schnauze gering sind. Das epidermale Füllgewebe bleibt stets auf die äusseren Nasenöffnungen beschränkt. (Abb. 33 A).

Auffällige Veränderungen erkennt man in den leicht erweiterten Nasenöffnungen eines Embryos von 15,5 cm Sch.-St.-L. Das Füllgewebe bildet noch immer einen durchgehenden Verschluss, ist aber in der Randzone mehr oder weniger durchsichtig geworden (Abb. 33 B).

Die letzten Spuren des epidermalen Verschlusses zeigt ein Embryo von 19 cm Sch.-St.-L. Die Reduktion des Füllgewebes ist beinahe beendet. Die geräumigen Nasenöffnungen und der vordere Abschnitt der Nasenhöhle sind durchgehend offen. Aussen liegt noch ein feines Häutchen, das mit dem von der Schnauze sich ablösenden Periderm zusammenhängt (Abb. 33 C).

Ältere Embryonen von mehr als 20 cm Sch.-St.-L. haben offene Narinen, d. h. der Nasenverschluss ist in diesem Stadium vollkommen hinfällig geworden.

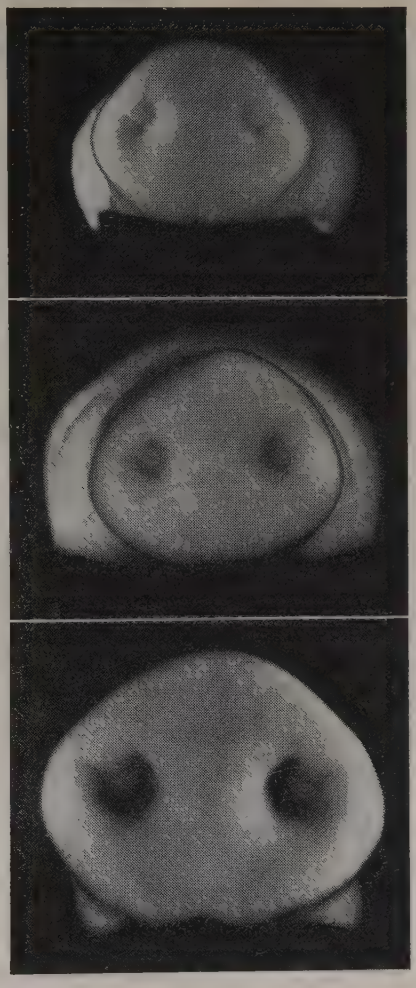


Abb. 33.

Äusserlich sichtbare Merkmale des embryonalen Nasenverschlusses beim Hausschwein.

A = Embryo von 10,3 cm Sch.–St.–L., Rüsselscheibe, Verwachsungsnaht ausgeprägt in den medialen Furchen der verschlossenen Nasenöffnungen (3,7: 1).
B = Embryo von 15,5 cm Sch.–St.–L., Rüsselscheibe, das Füllgewebe in den erweiterten Nasenöffnungen zeigt im Zentrum eine opake und am Rande eine mehr durchsichtige Zone (2,2: 1).
C = Embryo von 19 cm Sch.–St.–L., Rüsselscheibe, in den Narinen befinden sich noch einige Peridermstücke (2,2: 1).

b) *Die histologischen Erscheinungen des Lösungsvorganges.*

In der Darstellung der histologischen Einzelheiten beschränken wir uns auf die Peridermschicht, deren Verhalten in einzelnen Stadien gezeigt wird.

Aus Abb. 34 A erkennen wir, dass die Verwachsung der Epidermisschichten nur im Gebiet der äusseren Nasenöffnungen stattgefunden hat. Die Wände der vordern Nasenhöhle besitzen eine epidermale Auskleidung, deren Dicke nach innen abnimmt.

Auf dieser frühen Entwicklungsstufe beachten wir den relativ gleichartigen Aufbau des Füllgewebes. In der peripheren Zone findet

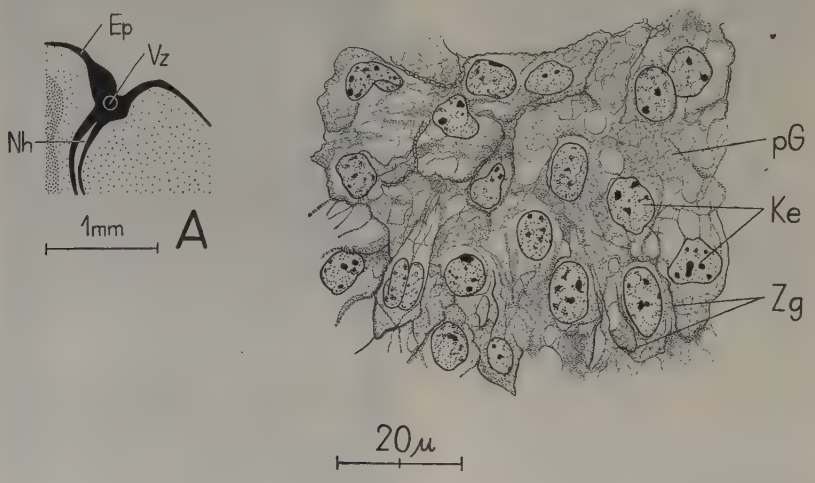


Abb. 34.

Der Frühzustand des Füllgewebes.
Schweine-Embryo von 2,4 cm Sch.–St.–L., Frontalschnitt durch den Kopf.
A = Übersicht.
B = Ausschnitt (Füllgewebe).

man bereits deutliche Zellen, zwischen denen brückenhaltige Interzellularräume zu erkennen sind.

Die protoplasmatische Grundsubstanz bildet ein stark verflochtenes Netz aus feinsten Fasern, in welchen sich die Grenzen der blasigen Zellen zu differenzieren beginnen. Die grossen Kerne besitzen ein reiches Chromatingerüst, sodass die Nukleolen kaum hervortreten (Abb. 34 B).

Die Verwachsungszone bleibt in ihrer ursprünglichen Ausdehnung erhalten. Das Füllgewebe hat schon früher seine gleichartige Struktur verloren, die einzelnen Komponenten sind jetzt aber sehr auffällig (Abb. 35 A).

In den Peridermschichten, deren Abgrenzung gegenüber der definitiven Epidermis noch nicht zu erkennen ist, kann man an der freien Körperoberfläche zwei klar verschiedene Zonen unterscheiden:

1. *Periphere Schichten des Periderms:*

In der Verwachsungszone haben die äussersten Zellen polyedrische Gestalt, während die an der Körperoberfläche gelegenen meist sehr stark abgeflacht sind (Abb. 35 B). Als besondere Merkmale besitzen

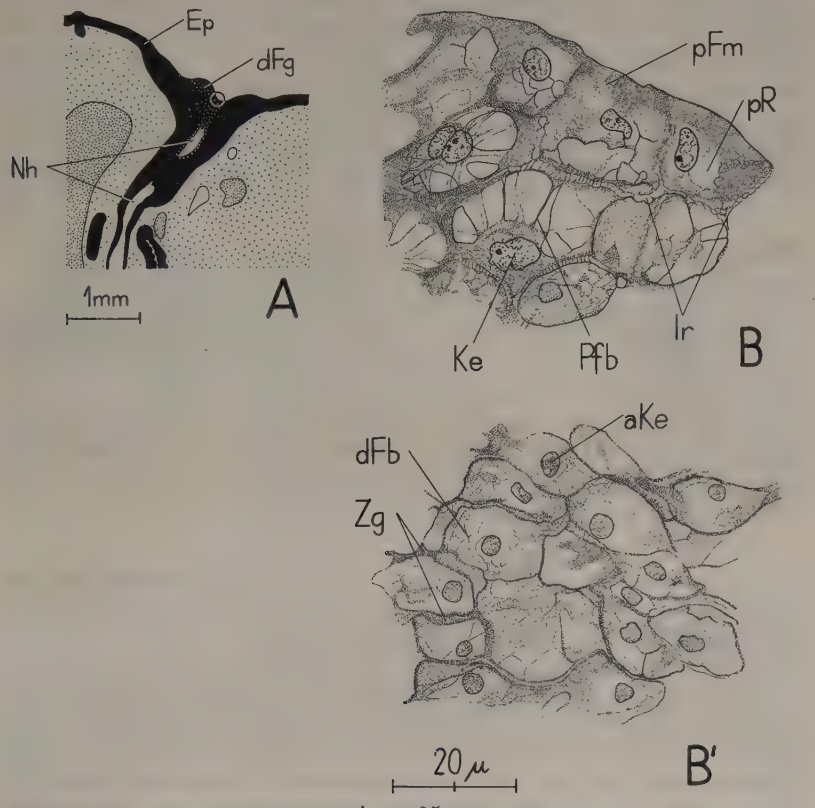


Abb. 35.

Die peridermale Struktur des Füllgewebes.
Schweine-Embryo von 10,3 cm Sch.-St.-L., Frontalschnitt durch die Schnauze.
A = Übersicht.
B = Ausschnitt aus der peripheren Zone des Füllgewebes.
B' = Ausschnitt aus den tieferen Schichten des Füllgewebes.

sie einen peripheren Mantel, bestehend aus feinsten, stark verflochtenen Fibrillen, und einen perinucleären Raum, der von einer strukturlosen, färberisch nicht darstellbaren Substanz erfüllt ist. Darin liegt ein normaler Kern, von welchem radiär gerichtete Fibrillen an die Zellperipherie ausgehen. Zwischen den Zellen befinden sich breite Interzellularräume, die von Interzellularbrücken durchsetzt werden. In der peripheren Zone findet man oft zweikernige Zellen.

2. *Degenerierende Zellen des Periderms:*

Solche erkennt man unter den peripheren Schichten an der freien Körperoberfläche, in der Verwachsungszone des Füllgewebes sowie in den äussersten Schichten des Epithels, welches den vordern Abschnitt der Nasenhöhle auskleidet (Abb. 35 B'). An den Zellen fallen zunächst die runden achromatischen Kerne mit beinahe homogener Binnenstruktur auf. Die intrazellulären Fibrillensysteme, wie sie für die Zellen der definitiven Epidermis typisch sind, erscheinen reduziert. Zwischen den Zellen findet man selten gut ausgeprägte Interzellularräume und -brücken. In diesen Merkmalen unterscheidet sich die degenerierende Zone deutlich von den peripheren Schichten des Periderms und von den tiefer liegenden Zellen der definitiven Epidermis.

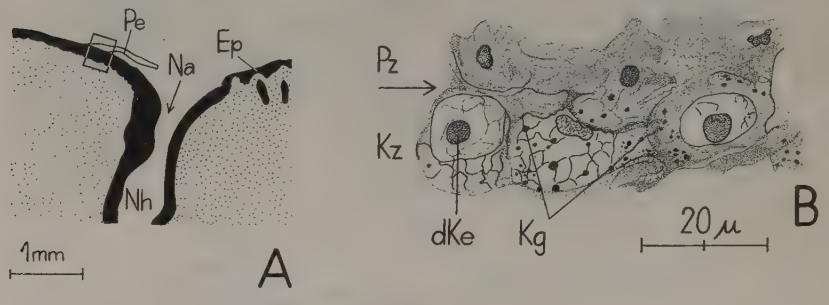


Abb. 36.

Die Lösung des Nasenverschlusses.
Schweine-Embryo von 19 cm Sch.-St.-L., Frontalschnitt durch die Schnauze.
A = Übersicht.
B = Ausschnitt aus der Keratohyalinschicht, welche Periderm und definitive Epidermis voneinander trennt.

Diesen letzten Anteil des Integuments lassen wir absichtlich in der Darstellung weg, da entsprechende Zellformen eingehend beschrieben wurden. Wir begnügen uns mit dem Hinweis, dass die Intermediärzellen der definitiven Epidermis aus Blasenzellen, deren Grösse in der Schichtenfolge von unten nach oben zunimmt, bestehen. Intra- und interzellulär verlaufen viele Längsfibrillen. Die Basalschicht setzt sich aus dichtgedrängten Kernen und einem Gewirr von feinsten Fibrillen zusammen.

Nach der Lösung des Verschlusses sind die Nasenöffnungen und der vordere Abschnitt der Nasenhöhle frei von Füllgewebe. Ihre Auskleidung besteht aus definitiver Epidermis, der noch ein schmaler Saum von zerfallenden Peridermzellen aufliegt. An der Rüsselscheibe erkennt man einen Peridermrest, welcher an der eigentlichen Epidermis haftet (Abb. 36 A).

Die Epidermis ist in ihrem Differenzierungszustand weiter fortgeschritten; sie setzt sich hauptsächlich aus Intermediärzellen zusammen. Auffällig gibt sich die Grenze zwischen dem hinfälligen Periderm und dem definitiven Integument in einer granulahaltigen Schicht zu erkennen.

Einen Ausschnitt aus der Keratohyalingranula führenden Zone, die ohne Zweifel die erste Anlage des Stratum granulosum darstellt, gibt die Abb. 36 B.

In den Zellen erkennt man eine Randzone mit körniger Grundsubstanz, in welcher stark verzweigte Fibrillen verlaufen. In dieser Masse verteilt finden sich zahlreiche, eckige Keratohyalinkörnchen. Sie fehlen in der hellen perinukleären Zone, wo auch nur selten Fibrillen zu sehen sind. Die Zellkerne werden pyknotisch, indem sie sich abrunden und die Binnenstruktur fast ganz verlieren, sie lassen sich aber noch mit Kernfarbstoffen darstellen („Tropfenstadium").

Die Keratohyalinzellen sind nicht auf die Epidermis des Nasenein-ganges beschränkt, sondern finden sich überall in der Körperepidermis (Schnauzenregion), und zwar immer unmittelbar unter den degenerierenden, geschrumpften Peridermzellen.

Ein gleiches Verhalten beobachtet man auch an den Epidermisschichten der Anlagen von Sinnes- und Deckhaaren an der Schnauze. So enthalten die Haarkanäle geschrumpfte Peridermzellen ohne Keratohyalingranula, während die innere Wurzelscheide aus stark abgeplatteten, keratohyalinführenden Zellen besteht.

Apolant (1901) erwähnt das massenhafte Auftreten von Keratohyalinzellen bei der Bildung des Eponychiums an der Schweinsklaue. Diese Erscheinung muss offenbar mit der Entstehung einer besonderen Integumentstruktur (vermehrte Zahl von Zellschichten) in Zusammenhang gebracht werden. Wir sehen daraus, dass wir bei Säugetieren mit Verschiedenheiten in den Peridermstrukturen rechnen müssen.

Die epidermale Verwachsung der Nasenöffnungen beim Schwein muss auf Grund ihrer histologischen Erscheinungen unbedingt dem Peridermtypus zugeordnet werden. Unsere Beobachtungen stimmen weitgehend überein mit den Angaben von Wachnitz (1939); er erwähnt zwar das Periderm in keiner Weise, obwohl aus seinen Abbildungen hervorgeht, dass auch im Falle des Hausrindes der Nasenverschluss peridermalen Charakter hat.

Überdies konnten wir an Embryonen der Wanderratte (*Epimys norvegicus* Erxl.) feststellen, dass der Nasenverschluss durch einen von der typischen Verhornung verschiedenen Reduktionsvorgang aufgehoben wird.

c) *Die Merkmale des embryonalen Nasenverschlusses für die Säugerstufe.*

Ausgehend von diesen Tatsachen, die allerdings nur sehr wenige Formen berücksichtigen, dürfen wir für den embryonalen Nasenverschluss der Säugetiere die folgende Norm aufstellen:

A. Der embryonale Nasenverschluss erfolgt bei Säugetieren früh, unmittelbar an die Entstehung der äusseren Nasenöffnungen anschliessend. Es verwachsen nur die vordersten Teile der Nasenhöhlen. Das Füllgewebe kann im Laufe der Embryonalperiode unter Umständen auffällige Wucherungen in der Gestalt von hervorquellenden Epithelpfröpfen bilden oder aber kaum in Erscheinung treten.

B. Der Initialzustand des Füllgewebes stellt sehr wahrscheinlich ein Symplasma dar. Die Differenzierung von Zellen erfolgt allmählich aus der protoplasmatischen Grundsubstanz. Die Verwachsungsstelle besteht aus Peridermzellen, deren Sonderstellung im Laufe der Reduktion evident wird. Die Lösung des Verschlusses fällt mit der Ablösung des Periderms zusammen. Daher bezeichnen wir diese Art des Verschlusses als peridermal.

C. Weniger eng scheint bei Formen mit langer Tragzeit die Bindung des Reduktionsvorganges an den Geburtsmoment zu sein, da der Nasenverschluss unter Umständen schon geraume Zeit vorher abgebaut wird.

2. *Der Lidverschluss.*

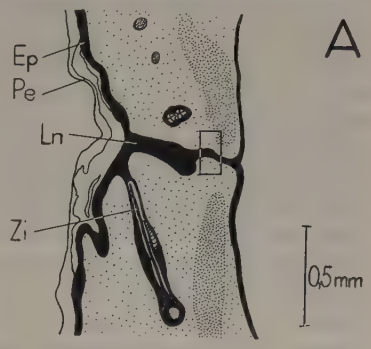
a) *Makroskopische und histologische Beobachtungen.*

Bekanntlich bleibt beim Schwein der Lidverschluss auf die intrauterine Phase beschränkt. Nach Hess (1921) ist die Verwachsung der Lidränder bei Embryonen von 6 cm Sch.-St.-L. schon vollzogen. In der zunächst verdickten Lidnaht zeichnet sich eine Furche ab, welche der späteren Trennungslinie entspricht. Die Lösung der Lider ist ca. zwei Wochen vor der Geburt beendet, wenn die Embryonen eine Sch.-St.-L. von 25 cm erreicht haben. Der Lösungsvorgang soll auf einem die Lidnaht durchsetzenden Verhornungsprozess beruhen.

In dieser Arbeit wird die Peridermschicht nur beiläufig erwähnt, sodass über den Anteil dieser Schicht am Verschluss keine Klarheit besteht. Wenn wir nun die Lidnaht im Zeitpunkt der Peridermablösung untersuchen, so muss es sich zeigen, wie weit das Periderm an diesem Verschluss beteiligt ist.

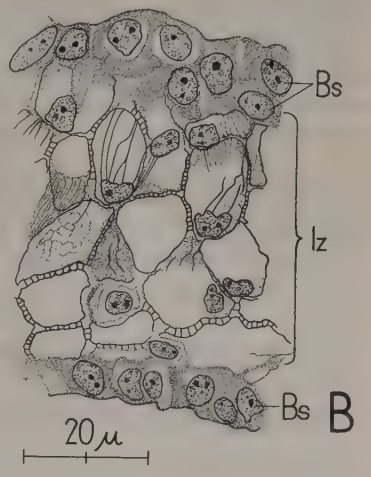
In Abb. 37 A erkennt man die Lidnaht eines Embryos von 19 cm Sch.-St.-L. In der Verwachsungszone finden wir blasige Intermediärzellen, wie sie für die definitive Epidermis typisch sind. Es sind noch keine Anzeichen der Degeneration oder der Verhornung zu beobachten

(Abb. 37 B). Von der nach aussen gerichteten Fläche der Lidnaht löst sich eine Schicht langgestreckter Zellen mit noch weitgehend normalen Kernen ab. Darunter erkennt man geschrumpfte Zellen mit achromatischen Kernen und stellenweise voneinander gelösten Membranen. Diese beiden Schichten bilden den Peridermteil der Lidnaht (Vgl. Abb. 35). Die definitive Epidermis wird begrenzt von ca. zwei Lagen stark abgeplatteter Zellen, die auf Grund ihrer Farbreaktion als keratohyalinhaltig bezeichnet werden müssen (Abb. 37 B'). An Stellen, wo das Periderm fehlt, bilden sie die oberflächlichen Schichten der Epidermis. Mit dem Auftreten eines Stratum granulosum wird auch die beginnende Verhornung angezeigt.



b) *Die Merkmale des Lid-, resp. des Ohrverschlusses bei Säugetieren.*

Für die Säugerstufe ist das Vorkommen von Lid- und Ohrverschluss obligatorisch, wobei diese Verwachsungen auf die intrauterine Phase beschränkt (sek. Nestflüchter) oder in der ersten Zeit des postembryonalen Lebens als sog. „amniotische Verschlüsse" erhalten bleiben (Nesthocker).



Die Erscheinungen des Lidverschlusses zeigen bei allen Säugetieren entsprechende Merkmale (S. 22). Es

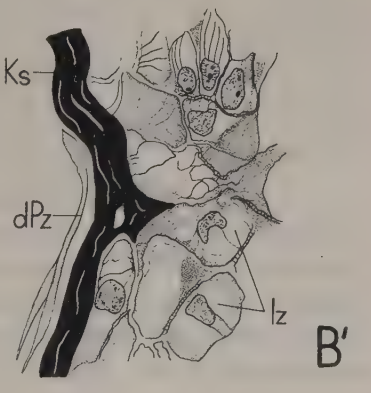


Abb. 37.

Der Lidverschluss vor der Lösung. Schweine-Embryo von 19 cm Sch.-St.-L., Sagittalschnitt durch die vordere Augenregion.

A = Übersicht.
B = Ausschnitt aus dem hintern Teil der Lidnaht.
B' = Ausschnitt von der Oberfläche der Lidnaht.

ist daher anzunehmen, dass dem Verschluss der Augenlider bei den verschiedenen Formen ein gleichartiger Mechanismus zugrundeliegt.

Roland (1934) weist darauf hin, dass bei der weissen Maus (*Mus musculus albinus* L.) sowohl der Lid- als auch der Ohrverschluss histologisch die gleichen Erscheinungen erkennen lassen. Es muss aber hervorgehoben werden, dass beim Verschluss des Aussenohrs verschiedene Modalitäten vorkommen (Urbantschitsch 1878).

Im Prinzip verwachsen überall die Wände des äusseren Gehörganges miteinander, wobei eine solide Epithellamelle entsteht. Bei vielen Arten legt sich die Ohrmuschel während der Embryonalentwicklung nach vorne um und verwächst für mehr oder weniger lange Zeit mit der Mündung des Gehörganges und den benachbarten Regionen des Kopfes. In andern Fällen wird die Muschel sehr früh wieder zurückgeklappt, sodass hier nur die inneren, basalen Teile derselben verwachsen. Die Lösung des Ohrverschlusses ist dann vollzogen, wenn der Gehörgang sein definitives Lumen erhält. Bei der weissen Maus beruht dieser Prozess auf einer Verhornung (Roland 1934), was wohl für die Nesthockerformen allgemein gelten dürfte. Mit Vorsicht ist die Art des Ohrverschlusses bei Formen mit langer Tragzeit (sek. Nestflüchter) zu beurteilen, da hier unter Umständen der peridermale Anteil ein grosses Ausmass erreichen kann.

Wenn wir nun den embryonalen Nasenverschluss den Verwachsungen von Auge und Ohr gegenüberstellen, so beziehen wir uns für die letzteren auf die Situation der Nesthocker, bei denen diese Verschlüsse am ausgeprägtesten erscheinen:

A. Die Augenlider und das Aussenohr werden später in der Ontogenese verschlossen, wobei in jedem Falle die sich berührenden Epidermisschichten miteinander verwachsen (Vgl. Abb. 39).

B. Die Verwachsungen bestehen in der Hauptsache aus Intermediärzellen der definitiven Epidermis. Die Lösung manifestiert sich in einem typischen Verhornungsprozess, der immer mehr oder weniger lange Zeit nach dem Abwerfen des Periderms auftritt. (Die Verhornung des Verschlussgewebes kann in bestimmten Fällen gegenüber der Körperepidermis verzögert sein.)

C. Das generelle Erscheinen von epidermalen Verwachsungen bei der Entstehung der Augenlider und des Aussenohrs legt die Vermutung nahe, dass diese Bildungen eine Folge der besonderen Entwicklung dieser Sinnesorgane bei Säugetieren darstellen. Unter Umständen können die erwähnten Einrichtungen als sog. „amniotische Verschlüsse“ funktionelle Bedeutung erlangen. Sie erscheinen

dann als Korrelationen zu einer besonderen Jugendgestalt (Nesthocker).

3. *Die Ordnung der epidermalen Verschlüsse an den Fernsinnesorganen der Säugetiere.*

In dieser Übersicht gehen wir von den Erscheinungen der Histogenese aus und ordnen die Verschlussmechanismen nach dem Prinzip ihrer strukturellen Komplikation. Als wichtiges Kriterium erscheint dabei die Art des Lösungsvorganges. Nach diesen Voraussetzungen müssen wir voneinander sondern:

A. Den embryonalen Nasenverschluss als einen für die Säugerstufe primären Verschlusstypus. Charakteristisch sind die frühe Entstehung aus den ersten Epidermisschichten und der Reduktionsvorgang in der Verwachsungszone, der mit der Ablösung des Periderms strukturell und zeitlich hochgradig übereinstimmt. Das Verschlussgewebe stellt eine neutrale, funktionslose Epidermisstruktur dar und ist dem Periderm gleichzusetzen.

B. Die Verschlüsse der Augenlider und des Aussenohrs als sekundäre Strukturen. Sie erscheinen zeitlich später und bestehen vorwiegend aus Intermediärzellen, d. h. aus einem Anteil der definitiven Epidermis. Entsprechend erfolgt die Lösung durch einen Verhornungsprozess, der gegenüber demjenigen in der Körperepidermis zeitliche Verschiebungen aufweisen kann.

IV. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

1. *Die „morphologische Wertigkeit" der Verschlüsse und die Entwicklung des Integuments.*

Nachdem wir anhand des morphologischen Vergleichs die Existenz verschiedenwertiger Verschlusstypen haben nachweisen können, drängt es sich auf, diese im Zusammenhang mit der arttypischen Ontogenese zu betrachten. Eine besondere Berücksichtigung verdient die Situation der Vögel. Die zusätzliche Untersuchung

je eines Vertreters der Reptilien- und Säugerstufe gestattet, einen gewissen Überblick über die ganze Einheit der *Amniota* zu geben.

Die Ergebnisse der Strukturanalyse sind in Tab. 4 zusammengestellt. Die bei Amnioten beobachteten Verschlussbildungen erscheinen hier nach ihrer „morphologischen Wertigkeit" geordnet.

Tabelle 4.

Transitorische Verschlüsse in der Embryonalperiode der Amniota.

Organisationsstufe	Verschluss peridermal = *primär*	„Pseudoverschluss" = *intermediär*	Verschluss epidermal = *sekundär*	
ranghoch Säugetiere rangniedrig	Nasenöffnungen nur *embryonal*	———	Auge, Ohr, Mund nur *embryonal* Auge, Ohr, event. Mund *postembryonal*	Tendenz zu Verschlussbildungen nimmt zu (qualitativ und quantitativ) ↑
ranghoch Vögel rangniedrig	Nasenöffnungen und Vestibulum nur *embryonal*	Auge, Ohr, event. Federanlagen *postembryonal* ———	——— ———	
Reptilien	Nasenöffnungen und Vestibulum nur *embryonal*	———	———	

Die „primäre Struktur" des Nasenverschlusses gilt für alle untersuchten Arten. Sie findet ihren Ausdruck in der peridermalen Struktur der Verwachsungsstelle. Diese neutralen, funktionslosen Integumentstrukturen bleiben ausschliesslich auf die Embryonalperiode beschränkt und unterliegen einem besonderen Reduktionsvorgang. Während in der Embryonalperiode der Reptilien und Vögel die Dauer des Nasenverschlusses deutlich auf den Schlüpfmoment abgestimmt ist, so scheint diese Beziehung im Falle der Säuger, mindestens bei den Gruppen mit langer Tragzeit, gelockert (Vgl. Abb. 39). Die weitgehende Übereinstimmung in den generellen Merkmalen des Nasenverschlusses bei allen untersuchten Formen ergibt, dass diese embryonalen Bildun-

gen nicht die Bedeutung von Ontogenesekriterien haben können.

Ein etwas modifiziertes Bild ergibt der Vergleich des Histogeneseverlaufs im Füllgewebe verschiedener Vogelarten (S. 59). Wenn wir für die unterschiedlichen Brutzeiten ein relatives Zeitmass voraussetzen, so zeigt sich eine hochgradige Koinzidenz im Erscheinen und im Abbau des Nasenverschlusses, auch bei systematisch extrem entfernten Arten. Innerhalb dieser Verschlussperiode erscheint im Füllgewebe immer die gleiche Folge von Differenzierungsschritten, unabhängig von der untersuchten Art. Die vergleichende Betrachtung des Differenzierungsgeschehens lässt die auffälligen zeitlichen Variationen der Granulaphase hervortreten. Ordnen wir die untersuchten Arten nach der abnehmenden Dauer der Granulaphase, so ergibt sich die Reihe: Wachtel — Alpensegler — Star — Wellensittich, eine Reihenfolge, die der steigenden Ranghöhe der Adultformen entspricht.

Das Ausmass der zeitlichen Variationen im Fortbestehen der Granulaphase wie auch der Gültigkeitsbereich der eben dargelegten Gesetzmässigkeit müssen anhand eines grösseren Materials abgeklärt werden. Die Histogenese des Füllgewebes zeigt bei ranghohen Formen eine schärfere Differenzierung der Phasen, was u. a. deutlich aus der zeitlichen Kontraktion der Granulaphase hervorgeht. Die „Differenzierung von ontogenetischen Prozessen" stellt eine für ranghohe Formen typische Erscheinung dar (Portmann 1942). Wir glauben daher in der gesetzmässigen zeitlichen Variation der Granulaphase ein Indiz dafür zu haben, dass die vergleichende Betrachtung von Differenzierungsvorgängen an einer Klärung der Probleme der Ranghöhe mithelfen kann.

Unsere ergänzenden Untersuchungen an Säugetieren erfassen ein zu geringes Material, als dass wir ähnliche Gesetzmässigkeiten für diese Gruppe zeigen könnten. Auf Grund der Literaturangaben ist aber anzunehmen, dass der Vergleich verschiedener Arten in Bezug auf die Dauer des Nasenverschlusses (wieder in relativen Zeiteinheiten gemessen) bedeutende Unterschiede ergeben kann (Vgl. Abb. 39). Diese Tatsache ist zu verstehen aus der besonderen Entwicklung der Säugetiere, wo bei der weitgehenden Konstanz

des Milieus kleinere Variationen in der Organogenese relativ bedeutungslos sein dürften.

Die Verschlüsse von Auge und Ohr unterscheiden sich vom Nasenverschluss in ihrer Struktur und ihrem zeitlichen Auftreten. Die „amniotischen Verschlüsse" repräsentieren die abgeleiteten Differenzierungsstufen am besten.

Der „Pseudoverschluss" bei ranghohen Vögeln stellt die „intermediäre Stufe" dar, ohne Verwachsung und Abbauprozess. Die besondere Art dieser Einrichtungen ist nicht aufzufassen als Zwischenglied zwischen fehlendem und intensivstem Verschluss durch Verwachsung, sondern als eine Eigentümlichkeit der Vogelstufe, für die auch das Periderm eine Sonderentwicklung aufweist.

Bei Säugetieren erscheint der Augenverschluss uniform und muss morphologisch der „sekundären Stufe" zugeordnet werden. Die vielgestaltigen Erscheinungen des Ohrverschlusses hingegen bedürfen im einzelnen einer Prüfung, damit sie mit Sicherheit in ihrer strukturellen Wertigkeit erfasst werden können. Wir dürfen den Ohrverschluss dann als der „sekundären Stufe" zugehörig bezeichnen, wenn die Lösung erst postembryonal erfolgt, da in diesem Fall der Peridermanteil nicht mehr vorhanden ist. Bleibt der Ohrverschluss dagegen auf die uterine Phase beschränkt und unterbleibt die Verwachsung der Ohrmuschel mit der Mündung des äusseren Gehörganges, so können die Merkmale der „primären Verschlüsse" stark hervortreten. Diese Situation müssen wir im Zusammenhang mit der funktionellen Interpretation dieser Einrichtungen berücksichtigen.

Die „intermediären Verschlusstypen" der Vögel und die ausgeprägt „sekundären" bei den Nesthockerformen der Säugetiere ermöglichen die Charakterisierung von Jugendgestalten und der ihnen zugeordneten Ontogeneseformen (Portmann 1938 *a*/*b*, 1939, 1942).

Das Vorkommen von verschiedenen Verschlusstypen an den 3 Fernsinnesorganen der gleichen Art führt uns zur Annahme einer gesetzmässigen Ordnung der Differenzierungsvorgänge im embryonalen Integument. Da bei allen untersuchten Arten ähnliche Erscheinungen in der Entwicklung des Integuments vorkommen, versuchen wir ein allgemeines Schema der Differen-

zierung für die 3 Stufen der *Amniota* zu entwerfen (Abb. 38). Wir sehen dabei ab von allen speziellen Anhangsgebilden, beachten

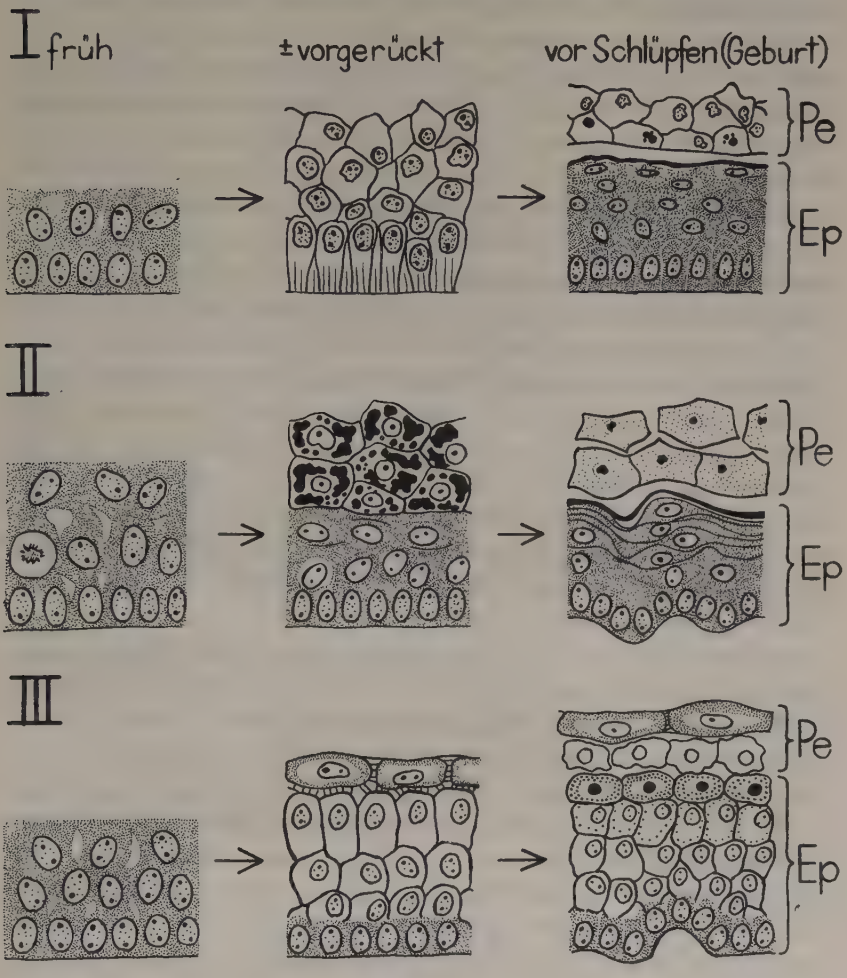


Abb. 38.

Die Differenzierung des embryonalen Integuments der *Amniota* (Schema).
I. Ringelnatter, II. Star, III. Schwein,
Das Verhältnis von definitiver Epidermis (Ep) zum Periderm (Pe) ist willkürlich.

dafür mehr den transitorischen Integumentteil (Periderm), wie er an der Körperhaut in Erscheinung tritt.

Der Ausgangszustand gleicht in hohem Masse einem Symplasma. Als erste Differenzierungsprodukte entstehen in der proto-

plasmatischen Grundsubstanz Zellwände, die metaplasmatische Strukturen darstellen und in den einzelnen Gruppen sehr verschieden ausgebildet sein können. Der strukturelle Unterschied zwischen dem transitorischen und dem definitiven Teil des Integuments wird erst auf vorgerückten Stadien der Entwicklung sichtbar. Das Periderm entspricht den Differenzierungsprodukten der ersten embryonalen Integumentschichten (Basalschicht ausgenommen). Seine Struktur ist in den drei Gruppen der *Amniota* verschieden ausgebildet. So erweisen sich die Peridermschichten der Reptilien als arm an Differenzierungsvorgängen, während bei Säugetieren besonders an der Körperoberfläche komplexe Zellformen entstehen können (periphere und tiefere Peridermzellen). Es fällt auf, dass die Peridermstrukturen in diesen beiden Gruppen gewisse formale Ähnlichkeiten zeigen (z. B. Blasenzellen, in spätern Stadien auch Kernpyknosen). Bei Vögeln finden wir einen besonderen Weg der Entwicklung, da hier in den Peridermzellen eine intensive Sekretion von Keratohyalinsubstanz auftritt. Den Angaben von Apolant (1901) ist zu entnehmen, dass auch im Eponychium der Säuger ähnliche Zellen vorkommen, was auf einer starken Entfaltung unserer Grenzschicht (Vgl. Abb. 36 B und 37 B′) an jenen Stellen beruhen dürfte.

Die histologische Untersuchung des Nasenverschlusses bei den einzelnen Gruppen ergibt Merkmale, die mit denjenigen des transitorischen Integuments weitgehend übereinstimmen, sodass wir die „primären Verschlussformen“ unbedingt den Peridermstrukturen zuordnen müssen.

In den Schichten, welche die definitive Epidermis aufbauen, sind die Funktionsstrukturen intensiver ausgebildet, und auf spätern Stadien der Entwicklung beginnen die äussersten Zellen zu verhornen. Die typische Schichtenfolge ist in der Regel erst nach dem Verlust des Periderms eindeutig zu erkennen.

Die „amniotischen Verschlüsse“ der Vögel und Säugetiere sind auf Grund ihrer Merkmale dem definitiven Integument zuzuordnen, mit der Einschränkung, dass an den Verwachsungsstellen (bei Säugetieren) die Funktionsstrukturen weniger stark ausgebildet sein können. Im Falle der Verwachsung beruht der Lösungsvorgang auf einer Verhornung der Zellen.

Wir folgern, dass die Struktur der epidermalen

Verschlüsse bedingt ist durch den Zeitpunkt ihrer Entstehung und die Qualität der daran beteiligten Epidermisschichten. Die Verschlussbildungen lassen sich somit zurückführen auf die Entwicklung der arttypischen Epidermis und sind dementsprechend in das Gefüge der Ontogeneseprozesse eingeordnet.

2. *Die funktionelle Bedeutung von epidermalen Verschlüssen.*

Untersuchen wir die Verschlussbildungen nach ihrer möglichen Funktion, so ergeben sich Zusammenhänge mit den morphologischen Befunden.

Der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen im postembryonalen Leben stellt eine Ausnahmesituation dar (z. B. *Sula*-Arten). Normalerweise dienen bei den *Amniota* ausser der Mundöffnung auch die Gänge des Riechorganes als Zirkulationswege für die Atemluft. Im Falle der Säuger kommt es bei den Jungtieren während des Saugaktes zu einer temporären, hermetischen Abdichtung der Mundöffnungen, sodass die Atemluft allein noch durch die Nasenöffnungen zirkulieren kann. Eine in dieser Hinsicht extreme Situation demonstriert das neugeborene Riesenkänguruh (*Macropus giganteus* Zimm.), wo das Jungtier für längere Zeit fest mit der mütterlichen Zitze verbunden bleibt. Unter solchen Umständen müssen die Gänge des Riechorganes nach der Geburt unbedingt offenstehen, d. h. der Nasenverschluss bleibt in seiner Dauer auf die Embryonalperiode limitiert.

Die wenigen bisherigen Deutungsversuche des embryonalen Nasenverschlusses gehen einzig von funktionellen Erwägungen aus, die sich meistens auf die Beobachtung der makroskopischen Verhältnisse stützen. Seine morphologische Sonderstellung aber ergibt sich nur aus der histologischen Detailanalyse.

Unhaltbar ist die Ansicht von Peter (1906), der den Nasenverschluss interpretiert als eine Schutzeinrichtung, die das Sinnesepithel am direkten Kontakt mit schädlichen Stoffen der Amnionsflüssigkeit hindern sollte. Einmal ist zu bedenken, dass diese Stoffe auch durch die Choanen und den Nasenrachengang eindringen können. Ferner erfolgt die Lösung des Verschlusses bei vielen Säugetieren

einige Zeit vor der Geburt, sodass schädliche Stoffe, die in spätern Entwicklungsstadien in der Amnionsflüssigkeit eher angereichert sind, ungehindert zum Sinnesepithel gelangen können. Dass die Gewebewucherungen im vordersten Teil der Nasenhöhle für den Ablauf formativer Prozesse notwendig sind, wie WACHNITZ (1939) die Ansicht vertritt, scheint uns deshalb ausgeschlossen, weil gerade die intensivsten Reliefbildungen dort entstehen, wo die Nasenhöhle keine Verwachsungen zeigt. Somit kann es sich bei der Bildung der äusseren Nasenöffnungen nicht um einen „umwegigen Entwicklungsgang" im Sinne von NAUCK (1934) handeln; denn eine Korrelation zwischen Verschluss und Form der Nasenöffnungen dürfte kaum bestehen.

Wir kommen deshalb zum Ergebnis, dass dem embryonalen Nasenverschluss jede sichtbare funktionelle Bedeutung abzusprechen ist. Diese Verwachsungen erscheinen als eine Eigentümlichkeit von embryonalem, undifferenziertem Epidermismaterial, wobei hervorgehoben werden muss, dass solche nur an ganz bestimmten Körperstellen entstehen.

Die abgeleiteten Verschlussformen findet man gehäuft bei Jungtieren, deren Organe eine auffallende Disharmonie im Entwicklungsgrad aufweisen. In allen diesen Fällen übernehmen die epidermalen Verwachsungen eine schützende Funktion, indem sie die Reifung noch unfertiger Sinnesorgane, relativ unabhängig von den Aussenbedingungen, gewährleisten (PORTMANN 1938 *a*/*b*, 1939, 1942). Dass wirklich eine Beziehung zwischen der Struktur des Verschlusses und seinem Funktionell-Werden besteht, ist wiederum am Beispiel des Riesenkänguruhs zu belegen. Beim Neugeborenen sind die Mundränder miteinander verwachsen, wobei ein Mechanismus entsteht, welcher der Anheftung des Jungen an die mütterliche Zitze dient. Der Struktur nach stimmt die Verwachsung der Mundspalte mit dem Augen- und Ohrverschluss überein, hat also „sekundären Charakter". Die von WACHNITZ (1939) beschriebene partielle Verwachsung der Mundränder bei Rinderembryonen zeigt die gleichen Merkmale wie der Nasenverschluss und muss folglich hier als funktionslose Bildung den „primären" Verschlusstypen zugerechnet werden.

Im Falle der ranghohen Säuger mit langer Tragzeit bedeuten der intrauterin ablaufende Augen- und Ohrverschluss funktionslose Einrichtungen. Untersuchen wir beim Schwein und der Maus, wie die Verschlussperioden in die Ontogenese eingegliedert sind, so sehen wir, dass im Falle des Schweins (lange Tragzeit) der Augen- und Ohrverschluss relativ früher gebildet werden (Abb. 39).

Dadurch, dass die ursprünglich auf den Geburtsmoment abgestimmten „sekundären" Verschlüsse bei höhern Säugern in die ver-

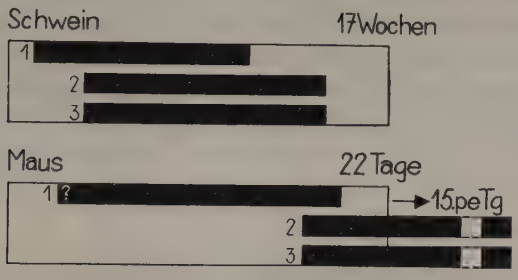


Abb. 39.

Die Eingliederung der Verschlussperioden in die Ontogenese bei Maus und Schwein.

1 = Nasen-, 2 = Augen-, 3 = Ohrverschluss.
Man beachte die relativ frühe Entstehung von Augen- und Ohrverschluss im Falle des Schweins (lange Tragzeit!).

längerte Uterinphase einbezogen werden, können sich zeitliche Verschiebungen ergeben, denen kein funktioneller Wert zukommt. Die ausgedehnte Uterinphase bedeutet für die erwähnten Verschlüsse die Lösung aus dem Funktionskreis, wodurch ihre Entwicklung mehr oder weniger „beliebige" Verschiebungen erfahren kann. Entstehen diese Verschlüsse früh, so treten unter Umständen Merkmale der „primären Differenzierungsstufe" hervor, sodass sekundär wieder einfache Verschlusstypen entstehen (event. Ohrverschluss).

Ausserdem können Verschiebungen von Zellmaterial während der Entwicklung die Struktur von Verschlüssen beeinflussen. So scheinen die Peridermzellen der Lidnaht an die Oberfläche verdrängt zu werden, sodass die eigentliche Verwachsungsstelle ganz aus den später gebildeten Intermediärzellen besteht.

Wenn wir die Verschlusseinrichtungen in ihrer Gesamtheit überblicken, so erscheinen sie als typische Amniotenmerkmale,

die bei den einzelnen Gruppen verschieden ausgebildet sein können. Ein Minimum an Verschlüssen und durchwegs einfache Strukturen weisen die Reptilien (Ringelnatter) auf, während bei Vögeln und erst bei Säugetieren zahlreiche und morphologisch verschiedenwertige Bildungen dieser Art entstehen. In der Regel betrifft es Hilfsapparate von Sinnesorganen, die bekanntlich in der aufsteigenden Linie der *Amniota* eine Tendenz zu reicherer Entfaltung und Funktionssteigerung zeigen. Dass den dabei auftretenden Neubildungen auch Besonderheiten in der Organogenese entsprechen dürften, ist anzunehmen. Die Verschlusseinrichtungen stellen offenbar Begleiterscheinungen der Entwicklungsweise der betreffenden Sinnesorgane dar; sie treten erst dann hervor, wenn die Hilfsapparate (Vestibulum, Augenlider und Drüsenapparate,Aussenohr) bei den Adultformen einen bestimmten Grad der Entfaltung zeigen.

V. ZUSAMMENFASSUNG

1. Es werden die embryonal entstehenden Verschlüsse an Fernsinnesorganen (Nase, Auge, Ohr) bei verschiedenen Formen der *Amniota* in ihrer „morphologischen Wertigkeit" dargestellt. Der Hauptteil der Arbeit besteht in der makroskopischen und histologischen Untersuchung des embryonalen Nasenverschlusses bei Vögeln. Zum Vergleich werden die entsprechenden Erscheinungen bei der Ringelnatter (*Natrix natrix* L.) und beim Hausschwein (*Sus scrofa domesticus* L.) geprüft. Der Augenverschluss und die versenkten Federanlagen beim Staren sowie die verwachsenen Lidränder beim Schwein repräsentieren weitere Möglichkeiten von epidermalen Verschlüssen, über die Einzelheiten gegeben werden.

2. Für den Staren (*Sturnus vulgaris* L.) und die Wachtel (*Coturnix coturnix* L.) wird die gleichartige Entstehung und Reduktion des Nasenverschlusses gezeigt (S. 35—54). Die Erscheinungen der Histogenese werden bei verschiedenen Arten verglichen. Die Entwicklung des Füllgewebes zeigt bei ranghohen Formen gegenüber der Wachtel eine stärkere „Differenzierung der Phasen".

3. Der embryonale Nasenverschluss bei Vögeln stellt eine „primäre Differenzierungsleistung" von Epidermismaterial dar. Er

entsteht früh aus der Verschmelzung undifferenzierter Epidermisschichten. Die Lösung beruht auf einem besonderen, von der typischen Verhornung abweichenden Reduktionsvorgang (S. 62), der hier zeitlich auf den Schlüpfmoment abgestimmt ist.

4. Die Identität von Periderm und Verschlussgewebe im Nasenvorhof, resp. in den äusseren Nasenöffnungen wird ferner für die Ringelnatter und das Hausschwein nachgewiesen. Abgesehen von art- (event. gruppen-)typischen Unterschieden im Differenzierungsgeschehen, ergeben sich für die „primären Verschlüsse" der Reptilien- und Säugerstufe Kriterien, die mit den für die Vögel gefundenen gut übereinstimmen.

5. Das „Epitrichium"-Problem wird diskutiert und auf Grund eindeutiger histologischer Kennzeichen der Begriff „Periderm" definiert; er soll die vieldeutige Bezeichnung „Epitrichium" ersetzen (S. 60).

6. „Abgeleitete" Verschlusstypen entstehen im Vergleich zu den „primären" später in der Ontogenese und gleichen in ihrer Struktur weitgehend dem definitiven Integument (Epidermis); je nach der Intensität dieser transitorischen Verschlüsse unterscheiden wir:

a) Die „intermediäre Stufe", die durch den engen Kontakt fast ausdifferenzierter Epidermisschichten in der Embryonalperiode ranghoher Vögel zustande kommt (Auge, event. Gehörgang und Federanlagen). Diese „Pseudo-Verschlüsse" haben funktionelle Bedeutung.

b) Die „sekundäre Stufe" umfasst die epidermalen Verwachsungen der Lidränder und z. T. auch des Aussenohrs bei Säugetieren. Ihre Lösung ist an einen Verhornungsprozess gebunden. Diese Situation zeigen die „amniotischen Verschlüsse" der Nesthockerformen unter den Säugetieren.

7. Es ist zu beachten, dass bei Säugetieren mit langer Tragzeit, wo der Augen- und Ohrverschluss intrauterin durchlaufen werden (funktionslos), diese Verwachsungen zeitlich vorverlegt sind, sodass der peridermale Anteil (einfache Struktur) vorherrschen kann.

8. Die funktionelle Bedeutung der Verschlussformen entspricht der morphologischen Klassifikation insofern, als die „primäre“ Stufe immer ohne Funktion bleibt, während die „intermediäre“ und die typisch „sekundäre“ als sog. „amniotische Verschlüsse“ Schutzeinrichtungen für nicht ausdifferenzierte Sinnesorgane darstellen. Einer Jugendform, deren Organe im Entwicklungsgrad extrem differieren, entspricht ein Maximum von „sekundären“ (funktionellen) Verschlusseinrichtungen.

9. Die histologische Analyse der verschiedenen Verschlusstypen führt zur Annahme einer gesetzmässigen Ordnung der Differenzierungsprozesse im embryonalen Integument. Im Schema werden die wichtigsten Etappen für die Ringelnatter, den Staren und das Schwein einander gegenübergestellt, wobei überall ein transitorisches Periderm von der definitiven Epidermis unterschieden werden kann.

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

Abb. 1—4.

Ae = äussere Nasenöffnung (Apertura externa), Es = Eischwiele, resp. deren Anlage, Fp = Füllgewebepfropf, Fr = Füllgewebereste, dH = dorsaler Höcker, vH = ventraler Höcker, aNf = äusserer Nasenfortsatz, iNf = innerer Nasenfortsatz, Oa = Anlage des Operculums, Op = Operculum (Schildchen), Of = Oberkieferfortsatz, Os = Oberschnabel, Sp = Spalte zwischen Operculumrand und Oberschnabel, R = Rand der spätern Nasenöffnung, Rw = Randwulst, W = Wall.

Abb. 5—13.

Übersichtsbilder: Ae = äussere Nasenöffnung, As = Auskleidung des Vorhofs (Vorhofsepithel), oE = olfaktorisches Epithel, rE = respiratorisches Epithel, Ep = Epidermis, Es = Epithelstrang, gEs = Epithelstrang mit granulahaltigen Zellen, Fg = Füllgewebe, gFg = Füllgewebe mit granulahaltigen Zellen, sFg = geschrumpftes Füllgewebe, Hm = Hauptmuschel (Concha), Se = Sinnesepithel, Vh = Vorhof (Vestibulum), Vm = Vorhofsmuschel (Praeconcha), hZ = granulafreie, hyaline Zellen.
Ausschnitte (Füllgewebe und Vorhofsepithel): Bk = Basalkerne, Bm = Basalmembran, Fk = Füllgewebekerne, dFk = degenerierte Füllgewebekerne, Fz = Füllgewebezellen, G = Grenze zwischen dem transitorischen Füllgewebe und dem sich bildenden Vorhofsepithel, Gr = Granula, Gs = Granulaschollen, vGs = verquellende Granulaschollen, Hs = Hornschicht (Stratum corneum), Kn = Knötchen der Interzellularbrücken, Kr = Kernreste (Chromatinbrocken), Me = Zellwände, Mi = Mitose, Ns = Netzstrukturen in hyalinen Zellen, Pl = Lücken im Protoplasma, Ps = Protoplasmastränge, Sp = Spalträume zwischen den Zellen, Ts = Tröpfchenstrukturen in hyalinen Zellen, Vk = Vakuole, Zk = Kerne der Intermediärschicht, Zz = Zellen der Intermediärschicht, dZ = dunkle Zellen, hZ = helle Zellen.

Abb. 14—20.

Übersichtsbilder: Ep = Epidermis, Es = Epithelstrang, Fa = Federanlage, Fg = Füllgewebe, gFg = Füllgewebezellen mit Granula, Fr = Füllgewebereste, Op = Operculum, Se = Sinnesepithel, Vh = Vorhof, Vm = Vorhofsmuschel.
Ausschnitte: Bk = Basalkerne, Bm = Basalmembran, Cr = Cytoplasmareste, Fk = Füllgewebekerne, dFk = degenerierte Füllgewebekerne, Ge = Gerinnsel, Gr = Granula, Gs = Granulaschollen, Hs = Hornschicht, Ir = Interzellularspalten, Me = Zellwände, aMe = in Auflösung begriffene Zellwände, Mi = Mitose, Pl = Lücken im Protoplasma, Ps = Protoplasmastränge, Vk = Vakuole, Zk = Kerne der Intermediärschicht, Zz = Zellen der Intermediärschicht, hZ = hyaline Zellen.

Abb. 25—26.

Übersichtsbilder: Bg = Bindegewebe, Co = Cornea, Ep = Epidermis, Fk = Federkeime, Ls = Lidspalte, Nh = Nickhaut, Ol = Oberlid, Po = Porus, Ul = Unterlid.
Ausschnitte: Bz = Basalzellen, Iz = Intermediärzellen, Hs = Hornschicht.

Abb. 28—32.

Übersichtsbilder: Ep = Epidermis, Es = Epithelstrang, rE = respiratorisches Epithel, Fg = epidermales Füllgewebe, dFg = degenerierendes Füllgewebe, JO = Jacobsonsches Organ, sN = seitliche Nasendrüse, Nh = Nasenhöhle, aNf = äusserer Nasenfortsatz, iNf = innerer Nasenfortsatz, Pe = Periderm, Se = Sinnesepithel, Tr = Tränennasengang.
Ausschnitte: Bk = Basalkerne, Bm = Basalmembran, Bz = Basalzellen, gG = grosse Gerinnsel, Hr = Hohlraum, Hs = Hornschicht, Iz = Intermediärzellen, Ke = Kerne, Kf = Kernfragmente, Kn = „Kernnester", Kr = Kernreste, dK = deformierte Kerne, wK = wandständige Kerne, Me = Zellwände, Pf = Protoplasmafasern, hP = homogenes Protoplasma, Vk = Vakuole.

Abb. 34—37.

Übersichtsbilder: Ep = Epidermis, dFg = degenerierendes Füllgewebe, Ln = Lidnaht, Na = äussere Nasenöffnung, Nh = Nasenhöhle, Pe = Periderm, Vz = Verwachsungszone, Zi = Zilien.
Ausschnitte: Bs = Basalschicht, dFb = degenerierende Fibrillen, pFm = peripherer Fibrillenmantel, pG = protoplasmatische Grundmasse, Ir = Interzellularspalten, Iz = Intermediärzellen, Ke = Kerne, aKe = achromatische Kerne, dKe = degenerierende Kerne, Kg = Keratohyalingranula, Kz = Keratohyalinhaltige Zellen, Ks = Schicht der Keratohyalinzellen, Pfb = Protoplasmafibrillen, Pz = Peridermzellen, dPz = degenerierende Peridermzellen, pR = perinukleärer Raum, Zg = Zellgrenzen.

VII. LITERATUR

1901. Abraham, K. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs.* Anat. H. 17, 589—669.

1921. Addison, W. and How, H. *The Development of the Eyelids of the Albino Rat until the Completion of Disjunction.* Amer. J. Anat. 29, 1—33.

1901. Apolant, H. *Über den Verhornungsprozess.* Arch. mikr. Anat. 57, 766—798.

1908. Ask, F. *Über die Entwicklung der Lidränder, der Tränenkarunkel und der Nickhaut beim Menschen.* Anat. H. 36, 191—279.

1944. Bartels, E. *Morphogenetische Wirkungen des Schilddrüsenhormons auf das Integument von Vogelembryonen.* Arch. Entw.-Mech. 142, 763—816.

1926. Biedermann, W. *Vergleichende Physiologie des Integumentes der Wirbeltiere.* Ergeb. Biol. 1, 1—174.

1879/83. Born, G. *Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere.* I, II Morph. Jb. 5, 62—140, 401—429; III Morph. Jb. 8, 188—232.

1889. Bowen, J. T. *The Epitrichial Layer of the Human Epidermis.* Anat. Anz. 4, 412—416, 441—450.

1907. Branca, A. *Recherches sur la kératinisation (I—III).* J. l'anat. et physiol. 43, 341—386, 433—446.

1903. Cohn, F. *Zur Entwicklungsgeschichte des Geruchsorganes des Hühnches.* Arch. mikr. Anat. 61, 133—149.

1934. Franz, V. *Vergleichende Anatomie des Wirbeltierauges.* Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch),2 (II), Berlin, Wien.

1885. Gardiner, E. *Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels.* Arch. mikr. Anat. 24, 289—338.

1915 Greschik, E. *Zur Histologie der Vogelhaut.* Aquila 12, 89—110.

1909. Grosser, O. und Tandler, J. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Kiebitzes (Vanellus cristatus* Mey.*).* Keibels Normentafeln Entw.-Gesch. Wirbelt. 9.

1937. Guieysse-Pellissier, A. *Etude de la disjonction des paupières chez la jeune souris blanche.* Bull. d'hist. appliquée 14, 73—79.

1907/11. Heidenhain, M. *Plasma und Zelle.* Jena.

1921. Hess, A. *Die Entwicklung des Lides beim Hausschwein.* Inaug.-Diss. vet.-med. Fak., Zürich.

1927. Hoepke, H. *Die Haut.* Handb. mikr. Anat. Mensch. (v. Möllendorff), 3 (I), Berlin.

1882/83. Jeffries, A. *The Epidermal System of Birds.* Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. 22, 203—241.

1906. KEIBEL, F. *Die Entwicklung der äussern Körperform der Wirbeltierembryonen* . . . Handb. vgl. exp. Entw. Lehre Wirbelt. (O. Hertwig), 1 (II), Jena.

1900. KEIBEL, F. und ABRAHAM, K. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus).* Keibels Normentafeln Entw.-Gesch. Wirbelt. 2.

1877. KERBERT, C. *Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere.* Arch. mikr. Anat. 13, 205—262.

1906. KRAUSE, R. *Entwicklungsgeschichte des Gehörorganes.* Handb. vgl. exp. Entw.-Lehre Wirbelt. (O. Hertwig), 2 (II), Jena.

1906. KRAUSE, W. *Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane.* Handb. vgl. exp. Entw.-Lehre Wirbelt. (O. Hertwig), 2 (I), Jena.

1931. LANGE, B. *Integument der Sauropsida.* Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch), 1, Berlin, Wien.

1903. LEWIN, M. *Über die Entwicklung des Schnabels von Eudyptes chrysocome.* Jena. Z. Natw. 37, 41—82.

1889. LOOSS, A. *Über Degenerationserscheinungen im Tierreich* . . . Preisschr. gekr. herausgegeb. Fürstl. Jablonowskischen Ges. Leipzig (Mathem.-naturw. Section), 27, 1—115.

1897. MEHNERT, E. *Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien.* Jena (zit. n. SEWERTZOFF).

1931. NAUCK, E. T. *Über umwegige Entwicklung.* Morph. Jb. 66, 65—195.

1904. PETER, K. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (Lacerta agilis).* Keibels Normentafeln Entw.-Gesch. Wirbelt. 4.

1906. PETER, K. *Die Entwicklung des Geruchsorganes und des Jacobson'schen Organs in der Reihe der Wirbeltiere.* Handb. vgl. exp. Entw.-Lehre Wirbelt. (O. Hertwig), 2 (II), Jena.

1927. PINKUS, F. *Normale Anatomie der Haut.* Handb. Haut- u. Geschl.-Krankh. (Jadassohn), 1 (I), Berlin.

1935. PORTMANN, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheoret. 1, 59—90.

1938*a*. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. suisse Zool. 45, 273—348.

1938*b*. —— *Die Ontogenese der Säuger als Evolutionsproblem.* Bio-Morphosis 1, 49—66, 109—126.

1939. —— *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugetieren.* Rev. suisse Zool. 46, 385—390.

1942. —— *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. suisse Zool. 49, 169—185.

1839. RATHKE, H. *Entwicklungsgeschichte der Natter.* Königsberg.

1934. ROLAND, E. *Morfogenesi dell'orecchio esterno.* Torino.

1897. Rosenstadt, B. *Über das Epitrichium des Hühnchens.* Arch. mikr. Anat. 49, 561—585.

1912. —— *Untersuchungen über die Histogenese des Eizahnes und des Schnabels beim Hühnchen.* Arch. mikr. Anat. 79, 612—636.

1931. Schumacher, S. *Integument der Mammalier.* Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch), 1, Berlin, Wien.

1931. Sewertzoff, A. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.* Jena.

1921. Slonaker, J. *The Development of the Eye and its Accessory Parts in the English Sparrow (Passer domesticus).* J. Morph. 35, 263—358.

1927/34. Stresemann, E. *Aves.* Handb. Zoologie (Kükenthal-Krumbach), 7 (II), Berlin, Leipzig.

1909. Studnička, F. *Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten.* Anat. H. 39, 1—267.

1878. Urbantschitsch, V. *Das Lumen des äussern Gehörgangs bei Embryonen und Neugeborenen.* Mitt. embr. Inst. k.-k. Univ., Wien 2, 132—136.

1910. Virchow, H. *Mikroskopische Anatomie der äussern Augenhaut und des Lidapparates.* Handb. Augenheilk. (Graefe-Saemisch), 1. Teil, Bd. I, Leipzig.

1939. Wachnitz, L. *Vorübergehender epithelialer Nasenverschluss bei Säugerembryonen.* Acta biol. Latuica 9, 11. H. 25—68.

1882. Waldeyer, W. *Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, ...* Beitr. Anat. Embryol. (Festgabe Jacob Henle), 141—163.

1866. Welcker, H. *Über die Entwicklung und den Bau der Haut und Haare bei Bradypus. ...* Abh. natf. Ges. Halle 9, 17—72.